

Title	ドロバチ類の個体群動態に関する比較生態学的研究(Dissertation_全文)
Author(s)	市野, 隆雄
Citation	Kyoto University (京都大学)
Issue Date	1992-09-24
URL	http://dx.doi.org/10.11501/3063653
Right	
Type	Thesis or Dissertation
Textversion	author

新制

農

635

京大附図

ドロバチ類の個体群動態に関する
比較生態学的研究

1992

市野隆雄

ドロバチ類の個体群動態に関する比較生態学的研究

1992

市野隆雄

目次

第1章 序論	1
1-1 緒言	1
1-2 生活史の概略	9
1-3 調査地	15
第2章 個体数の時間的、空間的変動	23
2-1 はじめに	23
2-2 調査方法	25
2-3 結果	30
2-3-1 個体数の季節変動	30
2-3-2 個体数の年次変動	40
2-3-3 個体数の変動要因および調節要因の解析	48
2-3-4 個体数の空間分布の経時的変動	56
2-3-5 小生息場所間の移動分散	62
2-4 論議	65
第3章 各死亡要因による死亡率の時間的、空間的変動と生命表 の種間比較	80
3-1 はじめに	80
3-2 調査方法	81
3-3 結果	87
3-3-1 生命表の種間、および場所間比較	87
3-3-2 死亡率の季節的、年次的変動	109
3-3-3 死亡率の空間的変動	126
3-4 論議	132
3-4-1 寄生回避戦略	132
3-4-2 ドロバチヤドリニクバエによる寄生の空間的 パターン	137

第4章 資源の時間的、空間的変動性がハチ個体群におよぼす影響	147
4-1 はじめに	147
4-2 調査方法	149
4-3 結果	152
4-3-1 資源の種類構成	152
4-3-2 資源採集行動	159
4-3-3 餌資源の空間的変動性とハチ個体群の動態	196
4-4 論議	200
第5章 営巣場所選択行動と移動分散	206
5-1 はじめに	206
5-2 調査方法	208
5-3 結果	209
5-3-1 営巣場所の種間比較	209
5-3-2 築造法による巣作りのコストと竹筒サイズの選択性	214
5-3-3 3種類の巣獲得方法間での巣作りコストの比較	218
5-3-4 3種類の巣獲得方法の決定過程	224
5-3-5 営巣場所の利用可能性および巣獲得方法の季節的変化	232
5-3-6 巣獲得方法と繁殖成功度	238
5-3-7 小生息場所間の移動行動の決定過程	240
5-4 論議	245
5-4-1 竹筒サイズの選択性	245
5-4-2 社会性進化の前適応としての巣獲得行動の可塑性	248
5-4-3 移動分散行動を誘発する要因	253
5-4-4 個体群動態とのかかわり	254
第6章 総合考察	255
6-1 空間的に散在する個体群の動態における外敵、餌、および営巣場所の役割	255

6-2	中心点採餌性昆虫の有効利用への示唆	263
6-3	繁殖様式の種間差と個体数の調節機構との関係	268
	要約	276
	謝辞	280
	引用文献	282
付録 1	生命表を作成した9種のカリバチの生活様式の概略	303
付録 2	9種のカリバチに対する各死亡要因の作用様式	308
付録 3	オオカバフスジドロバチ各個体における餌種構成の 経日変化	315

第1章 序論

1-1 緒言

自然界において、生物個体群の個体数は時間の経過にともなって変動している。またその一方で、変動しながらもある一定の範囲内に個体数が維持されていることもよく知られた事実である。この変動性と安定性という二つの性質は、地球上のすべての生物個体群に共通のものであり、そのメカニズムを解明することは、昔も今も個体群生態学の中心的課題である。また、群集生態学の分野においても、この問題はまず解明すべき最も基本的な問題として避けてとおることができない。

この変動性と安定性のメカニズムを正しく理解するためには、単に個体群全体としての個体数の変化と環境要因との関連性をみるという従来のアプローチのしかただけでは不十分である。自然界における環境構造はパッチ状になっており、そのなかにおいて個体群がどのように分布しているかをまず正しく把握し、その上で、その生物をとりまくさまざまな栄養段階の種との相互関係のなかでの個体群の挙動を包括的にとらえなければならない。加えて、進化の産物としての個体の行動の特質が、個体群の動態にどのように反映しているかもみる必要がある。本研究では、このような個体群の空間的な存在様式、種間関係の中での個体群、および個体の行動と個体群動態との関連性という3つの視点をもって、ドロバチ4種とそれをめぐる生物群の個体群動態について4年間にわたる野外調査をおこない、その結果を解析した。

1970年代までの昆虫個体群の研究は、害虫の防除と密接に関連しておこなわれた関係から、比較的一様な環境である農耕地、人工林などにおいておこなわれることが多かった。この中のいくつかの研究（たとえばKlomp, 1966; Kuno & Hokyo, 1970）は長期間にわたるもので、準自然生態系における昆虫個体群の挙動に関して多くの示唆を与えた。しかしながら自然生態系の中では、動物の生息場所は一様に分布して

いるのではなく、とびとびにパッチ状に分布している。

このような認識はたとえば Elton (1949) および森下 (1950) などによって指摘され、その後さまざまな分類群の生物に普遍的に認められる現象として知られてきている (植物: Kershaw, 1973; 昆虫類: Taylor, 1965; 鳥類: Diamond, 1980; ほ乳類: Wiens, 1976)。このようなパッチ性が生物の個体群および群集の動態におよぼす影響については、数学モデルによる理論的研究が近年になってなされるようになり、多くの生態現象に関する予測が得られてきている (Horn & MacArthur, 1972; Maynard Smith, 1974; Slatkin, 1974; Levin, 1974, 1976; Hastings, 1977; Shigesada *et al.*, 1979; De Jong, 1979; Atkinson & Shorrocks, 1981; Hassell & May, 1985)。また、パッチ状に設定された実験環境内において、特に捕食者-被捕食者系の動態などについての実験的研究が、上記の予測を確かめるためにおこなわれてきた (Huffaker, 1958; Takafuji, 1977; Takafuji *et al.*, 1983; Kareiva, 1986)。しかし、このような理論および実験分野での研究の進展に対して、野外の動物個体群および群集について生息場所のパッチ性と関連づけながら長期にわたって研究をおこなった例はこれまで数えるほどしかない (Ehrlich *et al.*, 1975; Royama, 1984; Ohgushi, 1986 など)。広範囲にひろがる個体群全体としての動態は、個々の部分個体群内における生存および繁殖過程や、部分個体群間の移動の結果にしかすぎない。加えて、その部分個体群内における動態を左右しているのは、各個体の繁殖行動や移動行動であることも忘れてはならない。このように、動物における個体群動態のメカニズムをより詳細に明らかにするためには、個体-部分個体群-全体個体群という階層構造のなかで動物の生活をとらえることがどうしても必要である。

本研究の3つの目的のうちの第1は、ドロバチ類各種の個体群が小生息場所ごとに、餌や営巣場所をめぐる種内及び種間の競争、捕食、寄生などの影響をどのように受けているか、またその結果としておこる個体の死亡、移動および産卵数の減少によって各小生息場所の密度がどのように決定づけられているかという点を明らかにし、それを大生

息場所全体における個体群動態とむすびつけることにある。

パッチ状の環境において個体はどのように生息場所を選択するか、またその結果として各生息場所の密度はどのようになるかという点についてはすでにFretwell & Lucas (1970)のモデルがある。このモデルは、好適な生息場所と不適な生息場所があることを前提として、個体は最初好適な場所へ入っていくが、元々好適だった場所も密度が高くなってくると密度依存的に条件が悪化してくるため、しだいに不適な場所へも個体が侵入していくというものである。このモデルの野外における検証は、Fretwell自身(Fretwell & Lucas, 1970)や、Whitham (1978, 1979, 1980)、Millinski (1979)、およびCappuccino (1987)などによっておこなわれているが、いずれも狭い範囲における生息場所選択についての観察である。本研究では、広範囲の大生息場所全体におけるドロバチ類の個体群動態も視野に入れながら、その中で個々の小生息場所の密度がどのような要因によって決まっているかを解明する。

従来、このような小生息場所ごとの個体群の解析がほとんどおこなわれてこなかった理由のひとつに労力の問題がある。ほとんどの昆虫において、その生命表を小生息場所ごとに作成するのは容易なことではないし、また小生息場所ごとの資源の得やすさを示すためには、特に植食性昆虫の場合、植物体のうち餌として利用可能な部分を定量化するテクニックを確立することが必須となる。このような困難性のために、これまではせいぜい小生息場所間の個体の移動分散と各場所における昆虫の密度との関係を調べるにとどまっていた（たとえば、森下, 1950; Iwao, 1971; Solbreck & Sillen-Tullberg, 1990; Sillen-Tullberg & Solbreck, 1990）。本研究で扱ったドロバチ類は、後に述べるように個体群動態の研究材料としていくつかの利点を備えており、各小生息場所の好適度を、餌、外敵、営巣場所の3つの観点から定量化することが可能である。

本研究の第2の目的は、巣作りをする捕食性昆虫の個体群動態をドロバチ類を例にして明らかにすることである。従来、捕食性の昆虫類は農業害虫、森林害虫の天敵としてその重要性が指摘されてきた（たと

えばItô & Miyashita, 1968; Hirose *et al.*, 1980)。しかしこれらの指摘は害虫個体群の研究の過程で付随的になされたものにすぎず、捕食性昆虫自体の個体群動態に関する研究はこれまで非常に少ないといわねばならない。しかもその中で前に述べた生息場所のパッチ性も考慮してある程度広い範囲でおこなわれたものとしては、Hori (1982)、井上 (1985)、曾田 (1986)、および大沢 (1991)などの研究がわずかにあげられるだけである。ただし、これらの研究は巣を作らない自由移動型の昆虫（ハンミョウ類、サシガメ類、オサムシ類、およびテントウムシ類）についてのものであり、巣から資源採集に出かける、いわゆる中心点採餌（central place foraging）をおこなう社会性、および単独性のカリバチ類、アリ類、ハナバチ類などについて長期、広範囲にわたって全生活史をおさえた個体群生態学的な研究は皆無といってもよい（Wilson, 1971）。これらの中心点採餌性昆虫は害虫の捕食性天敵、あるいは作物の花粉媒介性昆虫（ハナバチ類）として応用上重要なものであることを考えれば、彼らの個体群動態を明らかにすることは、その有効利用を考える上で不可欠であろう。

本研究の目的の第3点は、昆虫の近縁種間、特に多産種と少産・保護種における生活様式および行動上の差異がどのようにして生じてきたのか、またその差はそれぞれの種の個体群動態をどう特色づけているのかを明らかにすることである。

MacArthur & Wilson (1967) は、密度依存的抑制を受けない状況下では、生物の生活史の特性が内的自然増加率(r)を最大化する方向へ(r 選択、多産種)、また個体群が平衡密度近傍で密度依存的プロセスによって維持されているような状況下では環境収容力(K)を最大化する方向へ(K 選択、少産種)、それぞれ進化していくことを数理モデルにより示した。これを受けて、以後生物の生活史戦略の進化について多くの理論的な予測がなされ(Roughgarden, 1971; Roff, 1980, 1983など)、また種の生活史の特徴に関する経験的な事実から、 r - K 選択と生活史特性を結びつけようとする試みもおこなわれた(Pianka, 1970; Southwood *et al.*, 1974; Southwood, 1977など)。しかし、その一方で適応戦略に関する近縁種間での詳しい比較研究の例は少なく(Ohsaki, 197

9, 1980, 1982など)、またその個体群動態にまで言及して種間比較をおこなった実証的研究はない。

Itô (1980)は、多産戦略者と少産・保護戦略者の個体数変動のパターンを広く動物界全般にわたって比較、検討して、前者は変動が不規則でかつ変動幅が大きく、後者は変動幅が小さい傾向があることを示した。またStubbs (1977)は一時的な生息場所(temporary habitat)と永続的な生息場所(permanent habitat)をそれぞれ利用する合計30種の動物の生命表研究について再検討し、密度依存要因がr戦略者では幼虫期の死亡に、K戦略者では生活史のいろいろな段階に働くことを示した。これらの研究は類縁の離れた動物についてのざっぱな比較であり、r、K両戦略者の個体群動態を左右する機構にまで言及したものではない。

最近、Kuno (1987)は、捕食者が被捕食者の個体数を調節しうるかどうかという点について理論的に考察し、また従来の個体群動態に関する実験条件下、および野外における諸研究についての再検討をおこなっている。その中で、彼は野外の昆虫個体群動態の型を大発生型種(epidemic species)、低密度安定型種(endemic species)に分け、それぞれ代表的な3つずつの研究例についてその個体数調節が捕食者の作用によっておこっていたかどうかを検討した。結果はたいへん一貫したもので、いずれの種においても捕食者は個体数を抑制(suppress)はしていても調節(regulate)はしておらず、すべての研究において調節要因は成虫の実現産卵数であった。すなわち成虫の羽化から産卵までの間になんらかのメカニズムによって個体数の調節がおこなわれていたことになる。Price *et al.* (1990)も個体数変動の幅の大きさから突発種(eruptive species)と潜在種(latent species)を区別した上で、従来の植食性昆虫の個体群動態研究を総覧し、これまで野外個体群動態の分析法として伝家の宝刀的な存在であった生命表分析では、特に潜在種の動態のメカニズムには迫り得ないことを示唆した。すなわち、潜在種の個体数調節はKuno (1987)の結論と同様に、成虫の羽化から産卵までのステージにおこなわれており、この部分を分析するためには、植物の質と雌成虫の産卵・移動行動との関連をつきとめることが必要不可欠というのである。Price自身らによる10年間にわたるハバチの研

究(Craig, Price & Itami, 1986; Craig, Itami & Price, 1990)や Whitham (1979)のアブラムシの研究によれば、潜在種では植物上の好適部位をめぐって激しい種内競争がおこっており、ハバチではその結果引き起こされる死亡や移動が個体数調節の原因となっていた。

本研究では、生息場所の利用様式がよりr戦略者のような単独性のドロバチと、よりK戦略者のような亜社会性のドロバチについてその資源利用のしかた、繁殖様式、および個体群動態を詳細に比較、検討することにより、まずr, K両戦略者がどのような環境条件に適応して分化していったのかを考察する。次にその個体群動態の特質がほんとうにMacArthur & Wilson (1967)やPianka (1970)、Southwood (1977)らの仮定したようなものなのかどうか、すなわちr戦略者では散在する生息場所において常に急激な死亡により攪乱され、資源量による調節をうけておらず、一方K戦略者では密度依存的な過程により環境収容力近傍で調節されているかどうかを確かめる。最後に成虫の産卵過程が昆虫個体群動態の調節を考える上でもっとも重要なステージであるというKuno (1987)やPrice *et al.* (1990)の結論の当否を検討し、その具体的なメカニズムについて2種間で比較をおこなう。

ドロバチ科は、スズメバチ上科を構成する3つの科のうちの1つで(Richards, 1962)、全世界に177属、2000種以上が存在している(Carpenter, 1986; Yamane, 1990)。彼らはその名のとおりに、泥、もしくは植物質の可塑性を使って巣の築造や育児室の閉塞をおこなう捕食性のカリバチである。営巣は雌が1個体でおこなうのが原則で、これまで複数雌が協力して営巣する例は知られていない。雌の営巣行動は常に造巣→産卵→狩猟の順に進み、幼虫の餌としては、刺針することにより麻痺させた鱗翅目幼虫(少数の種では鞘翅目幼虫)を育児室内に貯える。多くの種は産卵、貯食(massive provisioning)後、すぐに育児室を閉塞する単独性種であるが、幼虫が孵化した後も随時給食(progressive provisioning)をおこなう亜社会性種もかなり存在する(岩田, 1971)。すなわち、系統上でもまた社会性の程度からも、ドロバチ科は、単独性種がほとんどのベッコウバチ科やアナバチ科と、ほとんどが真社会性であるスズメバチ科との中間に位置している。

ドロバチ科について応用上注目すべき点は、その農業および森林害虫に対する捕食性天敵としての役割である。これまでに彼らの食葉性害虫に対する防除効果がいくつかの研究で確かめられている (Lee, 1984; Jennings & Houseweart, 1984)。今後ドロバチを害虫の総合防除に取り込んでいく上で彼らに関する生物学的情報を蓄積することは重要な課題である。

ドロバチ科に関する分類学的研究は Carpenter (1986) および山根 (1990) らによっておこなわれている。またその営巣行動や餌、寄生動物のリストなどに関する自然史的な研究は Fabre (1891) 以来、数多くなされ、Krombein (1967) および岩田 (1971) により集大成されている。しかし、その一方で生態に関する定量的な研究は緒についたばかりである。

本研究では、オオカバフスジドロバチ Orancistrocerus drewseni (以下、オオカバフ)、オオフタオビドロバチ Anterhynchium flavo-marginatum (以下、オオフタオビ)、カバフスジドロバチ Pararrhynchium ornatum (以下、カバフ)、カバオビドロバチ Euodynerus dantici (以下、カバオビ) の4種を材料にとりあげた。これらはメイガ科、ハマキガ科などの鱗翅目昆虫の幼虫を狩る捕食者で、西日本ではごく普通にみられるドロバチであるが (岩田, 1971, 1983 など)、その本格的な生態学的研究は従来おこなわれていない。本研究ではオオカバフ (亜社会性) とオオフタオビ (単独性) の2種について特に詳しくとりあげ、その野外個体群の動態の実態と、個体群動態の成立要因としてのさまざまな種内、種間関係について、営巣場所、餌昆虫、および捕食者や捕食寄生者の動態と関連づけて調査した。

第1章ではまず、本研究をおこなった調査地の概略を述べ、ドロバチ類の生活様式の一般的な記載をおこなった。

第2章では、オオカバフおよびオオフタオビについて、その4年間にわたる個体数の経時的、および空間的な変動を示し、彼らの個体群動態を左右する変動主要因を検出し、各生存過程の密度依存性について考察した。

第3章では、ドロバチ個体群の動態に影響を与える3つの要因、すな

わち卵から成虫までの死亡、餌資源の量、および営巣場所の利用可能性のうち、最初の成長期における死亡要因と死亡率について検討した。生命表に集約された情報を種間、季節間、年次間、場所間でそれぞれ比較することにより、ドロバチ群集に対する死亡要因のかかりかたを多角的にとらえた。

第4章では、個体群動態に関連する2番目の問題である資源量の変動性と、それに応じたハチの資源利用様式の変化を扱った。ここでは、種間、場所間にみられた資源利用様式の違いが、資源量の時間的、空間的な変異に対応したものであることを示した上で、資源量がドロバチ各種の個体群動態に及ぼす影響について述べた。

第5章では、営巣場所（竹筒）数の時間的、空間的な変動を記述するとともに、それをめぐる種内、種間の競争の程度について検討した。特にオオカバフについては、その営巣場所決定過程について行動生態学的に詳しく解析した。

第6章の総合考察では、3つの問題について議論した。第1に、空間的にパッチ状の構造をもつ生息場所において、餌、天敵、および営巣場所の空間分布状態がドロバチ類個体群に対してどのような影響をおよぼしていたか。また、ドロバチ類の個体数調節はこのような状況下で、どのようなメカニズムにより達成されていたかについてそれぞれ論議した。第2に、ドロバチ類の個体群動態を応用的見地からとらえ、本研究の結果がカリバチ類およびハナバチ類などの中心点採餌性昆虫の有効利用に対してどのような示唆をもたらすかについて考察した。第3に、ドロバチ種ごとの繁殖行動の特殊性および適応性が、各種のとっている巣獲得方法と密接に関連していることを明らかにし、さらに各種の個体群動態の特質がこれら繁殖行動の結果としてとらえられることを示した。

自然界における環境の時空的構造、その中における行動の適応性、および行動の結果としての個体群（群集）動態という、階層の異なる三つの自然現象の間の不可避的な関係を明らかにすることがこの第6章の目的である。

1-2 生活史の概略

1-2-1 造巣法

この研究であつかった4種のドロバチはいずれも膜翅目 (Hymenoptera) スズメバチ上科 (Vespoidea) ドロバチ科 (Eumenidae) ドロバチ亜科 (Eumeninae) に属するカリバチである。日本には17属54種のドロバチ科のハチがいるが、このうち15属52種までがドロバチ亜科に属している (Yamane, 1990)。ドロバチ亜科の習性については岩田 (1971) に詳しく紹介されている。世界の習性既知の25属のうち3属 (日本産では2属7種) はいわゆる壺造りバチ (potter wasps) とよばれ、口のところでつぼんだ育児室を、ねり土で作る。ドロバチ亜科のそれ以外の習性既知の22属158種のうち114種は借坑型 (tube-renters) で、自然状態ではマダケ、ヨシなどのイネ科植物の茎の折れた内部、樹木穿孔性昆虫の脱出穴内部などの円筒状の中空部に営巣する。本研究であつかったオオフタオビ、カバフ、カバオビの3種はこの借坑性ドロバチである。また158種のうち、20種は自らねり土で育児室をつくる築造型 (mud-daubers)、24種は粘土質の地中や壁中に抗をほる掘坑型 (burrowers) である。オオカバフは築造型に属しているが、状況に応じて竹筒の中を泥で仕切った借坑型のような巣を作ることもある。

1-2-2 社会性の程度

昆虫の中で単独生活をするものから社会生活をするものまでの間には、社会性のさまざまな段階のものがある。Michener (1974) は各段階の社会性について分類、整理した。すなわち雌成虫と幼虫の接触が全くない単独性 (solitary)、同世代の雌成虫どうしが巣を共有するが育児室は別個につくられ、個体間の協力はみられない共同営巣性 (communal)、雌成虫が一定期間幼虫に給餌する亜社会性 (subsocial)、同世代の雌成虫が共同で営巣し、しかもカストと労働の分業化がみら

れる半社会性 (semisocial)、2世代以上の個体が共同で営巣し、カストと労働の分業がみられるが、女王と働きバチに形態的な差がみられない原始的眞社会性 (primitively eusocial)、さらに形態差のある眞社会性 (eusocial) などである。膜翅目では、ベッコウバチ上科以上の高等カリバチ類において社会性のいろいろな段階を示すものが知られている。ベッコウバチ上科では全てのハチが単独性である (岩田, 1971)。アナバチ上科も多くのもが単独性であるが、共同営巣性、亜社会性のものも少数見られる (Iwata, 1942; Brockmann & Dawkins, 1979)。そしてドロバチ科以外のスズメバチ上科のほとんどのハチは半社会性あるいは原始的眞社会性以上の社会性をもっている (Wilson, 1971)。ドロバチ科のハチがもっとも適応放散している熱帯地域の調査が行き届いていない現在では、ドロバチ科の中にはまだ半社会性や原始的眞社会性以上の社会性を持つものは見つかっていないが、亜社会性や共同営巣性のような眞社会性への過渡的段階をしめすものが多く知られている (Iwata, 1942)。これらのことから考えて、ドロバチ科がカリバチの社会性の進化の上で過渡的な位置にあることがわかる。本研究であつかうドロバチのうちオオカバフとカバフは亜社会性、オオフタオビとカバオビは単独性である。

なお、4種のドロバチのうちオオカバフは日本においては雌性産生単為生殖 (thelytoky) をおこなっていると思われる (Vecht, 1963; 岩田, 1971; 山根, 1982)。これまでに雄の採集記録は、兵庫県において1例が知られているのみである (中谷, 私信)。台湾と韓国においては雄が普通にみられる (Yamane, 1990)。

1-2-3 分布

4種のドロバチの分布は以下のようになっている。オオカバフ：中国 日本 (本州-九州、対馬、種子島)、台湾 (Vecht, 1963; Yamane, 1982)。オオフタオビ：シッキム、アッサム、中国、韓国、日本 (北海道-九州、対馬、沖縄諸島)、台湾、フィリピン、ジャワ、スマトラ、マレー半島 (Vecht, 1963; Yamane, 1981)。カバフ：中国、日本 (本

州－九州、対馬）、台湾（Vecht, 1963; Yamane, 1982）。カバオビ：ウスリー、朝鮮、中国、日本（本州、九州）、台湾（Yamane, 1979）。このように4種共に東アジア一帯に広く分布している一般的なドロバチである。本研究の調査地、京都府はこのグループの分布範囲のほぼ中央に位置している。調査地において、前2種はごく普通に20ヶ所以上の小生息場所で営巣がみられたのに対し、カバフは毎年数カ所で、カバオビはただ1ヶ所でのみ営巣が見られた。

1-2-4 営巣行動

次に4種のドロバチの営巣行動について述べる。以下の記述は、著者の直接観察と、Iwata (1938a, 1938b) および岩田 (1971, 1975, 1979, 1980, 1983) によるものである。オオフタオビ、カバフ、カバオビの3種は調査地に既存の、あるいは人為的に設置した竹筒を主な営巣場所として利用していた。その内径はオオフタオビで8-20mm、カバフおよびカバオビでは6-9mmであった。これに対して、オオカバフは内径8-40mmの既存の、あるいは人為的に設置した竹筒、人家の軒下の垂木のほぞ穴、コンクリートでできた橋の下面などに営巣がみられた。

図1-1にオオカバフとオオフタオビの巣内の構造を示した。カバフとカバオビの巣は基本的にオオフタオビの巣と同じ構造をしていた。巣は4種とも奥から順に泥壁で仕切られたいくつかの育児室によって構成されている。オオカバフとオオフタオビの典型的な営巣の経時的スケジュールを図1-2に示した。両種とも雌成虫は適当な営巣場所を見つけると、中に土や植物の断片などがはいっている場合にはそれを大顎を用いて外へ捨てた後、オオフタオビ、カバフ、およびカバオビはすぐに、またオオカバフは泥を用いて巣を築造したのちに、一番奥の育児室に産卵する。なおオオカバフは他のハチの巣を乗っ取ったときや、放棄された巣へ入り込んだときには、オオフタオビと同様に営巣場所決定後すぐに産卵を開始する。卵は育児室内の上面から、卵の表面末端にあらかじめ付着している粘着物質によって吊り下げられる(Iwata, 1942)。次に雌成虫は、巢外の植物上で食葉性の鱗翅目の幼虫を狩り、

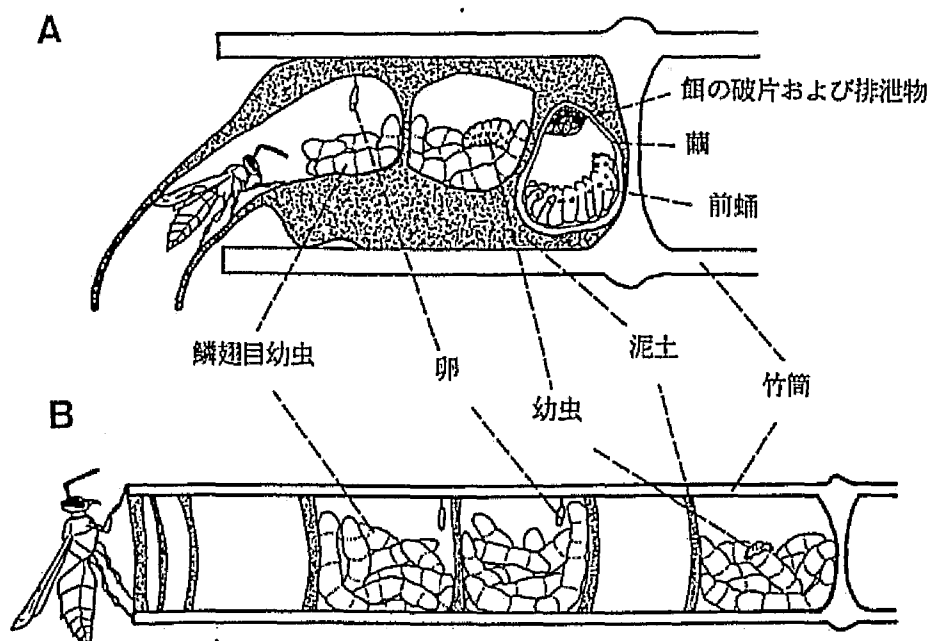
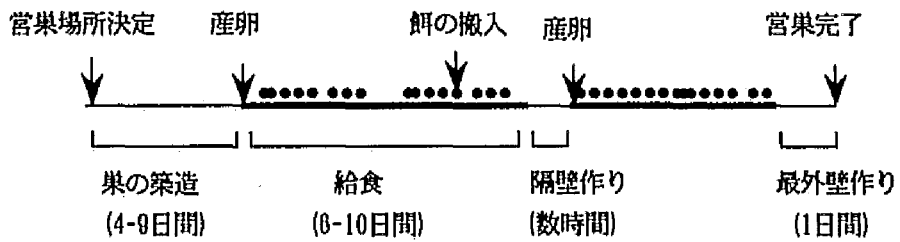


図1-1 オオカバフスジドロバチ (A) およびオオフタオビドロバチ (B) の巣内の構造。

オオカバフスジドロバチ



オオフタオビドロバチ

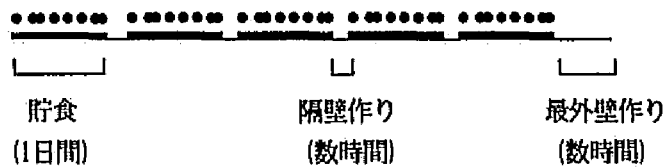


図1-2 オオカバフスジドロバチおよびオオフタオビドロバチの典型的な営巣パターン

刺針して麻痺させた後、巣へ運び込み育児室に貯える。必要量の餌を貯めたら、その育児室の外側に泥で隔壁を作り、次の育児室に産卵する。単独性のオオフタオビとカバオビでは、1つの育児室に1-2日で貯食を終え、卵が孵化する前につぎの育児室との隔壁を作る。一方、亜社会性のオオカバフとカバフでは、5-10日間かけて、卵が孵化した後も随時餌を運び込み、幼虫と雌成虫の出会いがおこる。

壁の材料は湿った泥を使うのではなく水を採集した後、それを吐き出して地面の乾いた土と混ぜることによって作る。このような産卵→給餌→隔壁作りのサイクルを何回か繰り返した後、雌成虫は巣の入口の部分（竹筒の切り口など）を泥で閉じ、次の営巣場所の探索を始める。なお、これまでに記録されている各ドロバチの餌昆虫類および寄生性昆虫類の種名については、第4章および第5章でそれぞれ述べることにする。

1-2-5 季節消長

オオカバフは基本的には年2世代である。本研究において世代名の表記は、羽化成虫を開始点にする。すなわち、前年第2世代の前蛹として越冬した個体は、第1世代成虫として6月中旬から下旬にかけて羽化し、羽化後8月上旬まで営巣を続ける。第2世代成虫は8月に羽化し、10月中旬まで営巣する。第1世代成虫による産卵が7月下旬以降であった場合には第2世代成虫として羽化することなく、そのまま前蛹で越冬した。雌成虫の最長寿命は第1世代で2-2.5カ月、第2世代で1-1.5カ月、また雌の産卵数は最大でも6~8卵であった。各発育段階の期間は、卵期：3-4日、幼虫期：5-9日、前蛹期：20-30日（第1世代）・8-9カ月（第2世代）、蛹期：5-10日であった。

オオフタオビは基本的には年1世代で、部分的に第2世代が発生することもある。前蛹で越冬した雄成虫は6月下旬から7月上旬にかけて、雌成虫はそれより遅れて7月中旬にそれぞれ羽化する。雌成虫は通常羽化するとすぐに、先に羽化して巣の近辺で待ち伏せしていた雄と交尾をおこなう。雌成虫による営巣は8月下旬から10月中旬にかけて観察さ

れた。雌の寿命は最長で2-3カ月で、最高20卵～30卵を産むものと考えられる。

カバフとカバオビに関しては詳細な生活史は不明な点も多いが、Iwata(1938a, b)および岩田 (1979)や今回の調査結果から、カバフは、6月下旬頃第1世代成虫が羽化し、基本的には年1世代であるが、部分的に早い時期に産卵されたものは第2世代成虫として羽化してくることもあることがわかっている。営巣活動は、6月下旬から10月上旬までみられる。カバオビは7月下旬に羽化してきて、8月から9月にかけて営巣し、年1世代である。

1-3 調査地

1-3-1 調査地の概要

調査地は京都市北部郊外の岩倉、大原地区にまたがる約10km四方にわたる地域である。図1-3に調査地域内の調査地点の位置を調査地点番号とともに示した。ここはいわゆる京都北山と呼ばれる標高400-700mの低山帯の南端に位置し、高野川、岩倉川、および長代川の谷沿いに開けた水田と丘陵からなるいわゆる谷地田と呼ばれる地形になっている。標高は150-250mである。丘陵斜面の植生は基本的にはコナラ *Quercus serrata*、クリ *Castanea japonica*、アベマキ *Quercus variabilis*などを主体とする温帯落葉広葉樹林であるが、スギ *Cryptomeria japonica*、ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* などの針葉樹の人工林になっているところも多く、落葉広葉樹林と針葉樹林の占める面積比は場所によって大きく異なっていた。図1-4には調査地域内における広葉樹林、乾性および湿性草原、マント群落の区域を示した。これらの区域にはドロバチ類の餌であるメイガ科やハマキガ科などの鱗翅目幼虫の食樹、食草が多く存在していた。

1-3-2 ドロバチ類の営巣場所

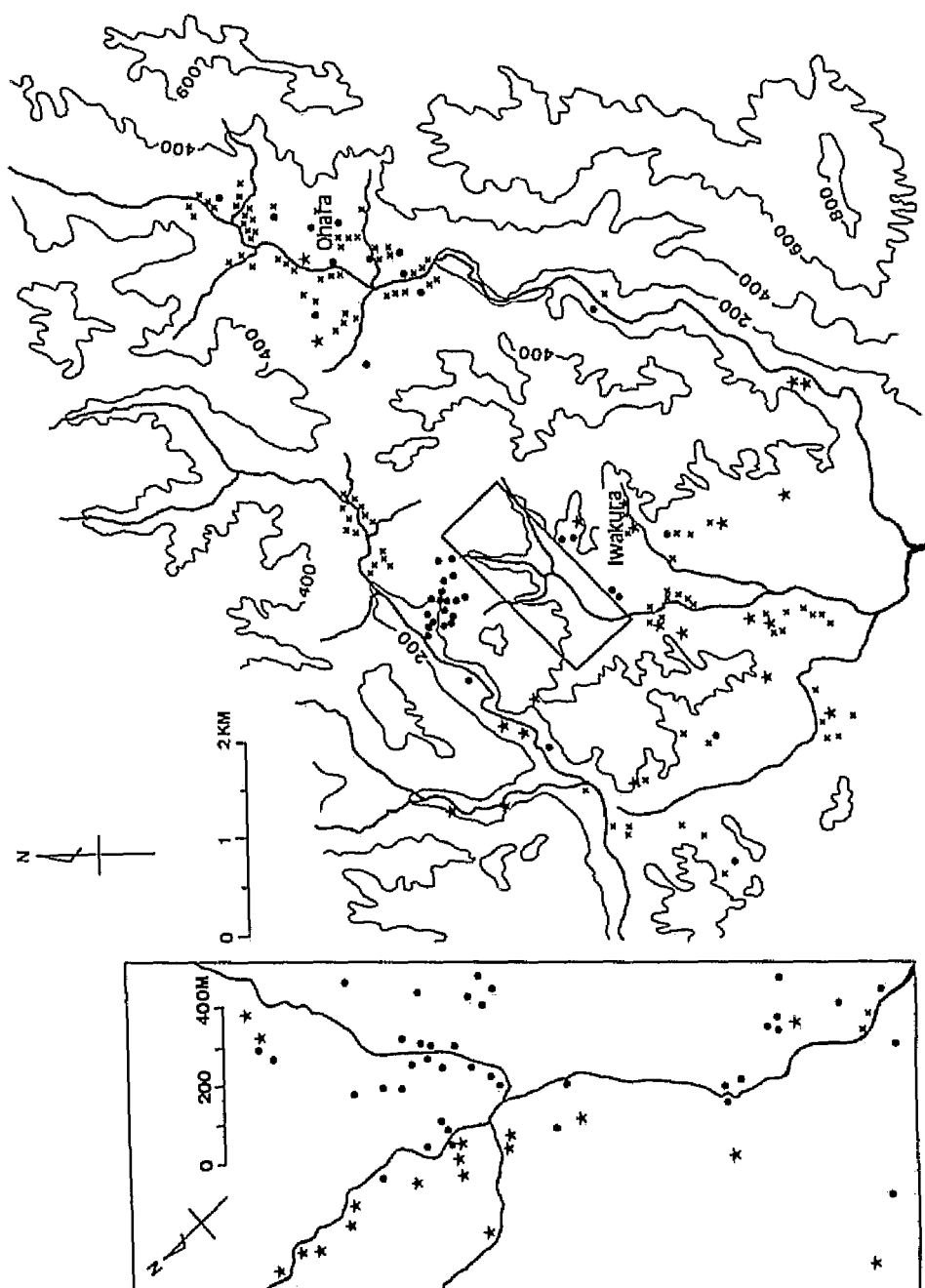


図1-3 調査地域の概略図。●：稲城竹小屋（調査地点）、x：稲城竹小屋（非調査地点）、★：人工竹設置場所（調査地点）。岩谷地区の一部は左側に拡大して示した。調査地点148ヶ所のうち31ヶ所は滋賀県大津市に所在し、この地図上には記載していない。

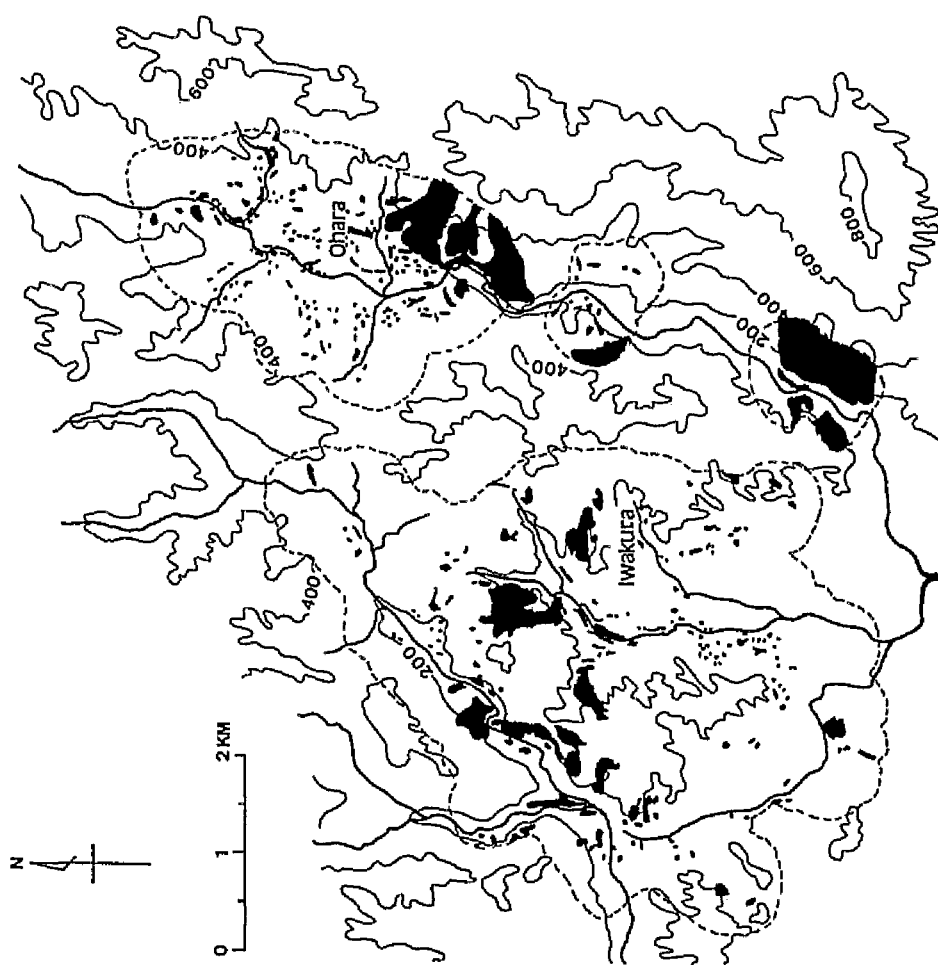


図1-4 調査地域における広葉樹林、乾性および湿性草原、マント群落の区域の分布状況。破線で囲んだ部分についてのみ調査した。

本調査地域内におけるドロバチ類の営巣場所としては、3種類が認められた。第一番目のタイプは、収穫後のイネをかけて干すための竹竿の切り口の内部である。この竹竿は収穫期以外は水田の縁の畦などに数十本束ねて屋根の下に保管されていた。収穫期には、この竹を組み合わせた「稲城（いなぎ）」をつくり、そこに収穫後のイネを束ねてかけ、数日間天日で干す。以後この竹竿を稲城竹、収穫期以外の間竹竿のおいてある小屋を稲城竹小屋と呼ぶ。これらの稲城竹の内径は2-5cmであり、その切り口にはもっぱらオオカバフが営巣した。内部が極端に汚れていたり、割れたりしていない営巣可能な竹の数は1カ所の稲城竹小屋当り10-100本であった。オオカバフの営巣時期と稲の収穫期はほとんど重ならないこと、またこの竹は十数年おきに古くなったものから順次交換されるが、基本的には同じ場所に50年以上はずっと存在してきたこと（谷口、私信）、また人為的な巣の除去はおこなわれないこと（谷口、私信）などから、オオカバフの個体群は、安定した営巣場所として稲城竹を長期間にわたって利用してきたと考えられる。稲城竹は直径が大きいことから、他の3種の借坑性ドロバチは利用していなかった。

第二のタイプの営巣場所は、調査地域内に調査のために設置した竹筒である（以後人工竹と呼ぶ）。人工竹は、1 稲城竹小屋（稲城竹の切り口から2m以上離れた場所）、2 それ以外の雨の当たらない場所（物置小屋の軒下や人為的に作った人工竹設置小屋など）の2種類の場所に設置した。竹筒は長さ10-25cm、内径0.3-2.0cmの、一端または両端に開口部を持つもので、1カ所当り20-200本を設置した。人工竹の設置は単年次ごとにおこなった。すなわち春に設置した人工竹は冬にすべて回収し、翌年の春にはまた新たな人工竹を設置した。また、営巣が終わった竹筒は随時回収し、同時に同数の竹筒を補充した。

人工竹にはオオカバフとオオフタオビが多数営巣した。カバフやカバオビは、豆類や果菜類の支柱として使われる内径0.5-1.0cmの細い竹筒が収納されている数カ所の稲城竹小屋でのみ営巣がみられ、そこではそれらの支柱用の竹とともに人工竹も盛んに営巣場所として利用し

た。人工竹には他のカリバチ、ハナバチ類も営巣した（表1-1）。調査対象とした小生息場所が毎年多少とも変わったため、各年のハチ営巣数も変動しているが、全体としてみると、本調査地における借坑性ハチ類の群集構造の大きな傾向が示されている。内径が0.3-2.0cmの人工竹の利用者としてはオオフタオビ、オオカバフ、ジガバチモドキ属数種 *Trypoxylon* spp. が一貫した優先種となっていた。次に表1-2に、これらハチ類群集全体としての竹筒の利用率の年次変動をまとめた。人工竹、および内径2cm以上の稲城竹いずれにおいても、異種間で営巣場所をめぐる争いが起こるほどには密度は高くならなかった。ただし、人工竹については、営巣が終了した竹筒を随時新しい空竹筒と交換していたので、表中の14~48%という利用率はかなり高い値といえる。

ドロバチ類の第三の営巣場所は、樹木の幹部に穿孔性昆虫があけた穴の内部や、イネ科やバラ科植物の折れた茎の中空部分、およびひさし状になった岩のくぼみなどであるが、本研究においてはこれらの営巣場所についての詳細な調査はおこなわなかった。

1-3-3 調査地点ごとの利用可能な竹数

表1-3に年次ごとの調査地点の数を示した。稲城竹小屋は、大原、岩倉地区の調査地域内に合計183ヶ所存在していたが（図1-3）、このうち定期的な調査をおこなったのは70ヶ所である。調査地点の設定基準は、図1-3の拡大図部分（岩倉村松町、岩倉長谷町）内の小屋については、予備調査でオオカバフの営巣が1巣以上みられた場所すべて、それ以外の地域ではオオカバフの営巣が1カ所当り3巣以上みられた小屋すべてとした。ただし、これらをすべて毎年調査したのではなく、調査地点の位置も地点数も年次ごとに変動した。この稲城竹小屋のうち、第一のタイプの営巣場所である稲城竹のみを収納してある小屋と、第二のタイプの営巣場所である人工竹もあわせて設置した小屋の数は、毎年変動があるが、1983年で前者が11ヶ所、後者が33カ所であった（表1-3）。一方人工竹のみを設置した調査地点（稲城竹小屋をふくまない）は調査地域内に合計37カ所設置した。これらにも毎年すべての地

表1-1 借坑性ハチ類の小生息場所当り営巣竹数

竹内径	種名	1カ所当り営巣竹数			
		1981	1982	1983	1984
2cm-	オオカバフスジトノバチ第1世代	2.2	6.2		5.8
	オオカバフスジトノバチ第2世代	2.3	6.2	2.1	7.0
0.7-2cm	オオクビトノバチ	5.2	2.4	5.1	5.0
	オオカバフスジトノバチ第1世代	0.8	1.2		2.8
	オオカバフスジトノバチ第2世代	1.3	2.8	1.7	5.3
	オオキリバチ	0.8	0.6	0.2	
	コクロアサバチ	3.9	2.8	0.2	
	ヒメバツコウバチ属spp.	0.8	4.8	0.5	0.9
	オオツヤクロジガバチ			0.3	
	ミカトジガバチ	1.1	1.1		
	モンキジガバチ	3.5	0.2		
	アルマンモアアサバチ	0.5	1.8		0.2
	ジガバチトキ属spp.	1.6	2.6		10.1
	フタスジスズバチ	0.5	1.8		0.9
	ルリジガバチ	0.0			
	ツツハバチ属spp.	0.3			
	ハキリバチ属spp.	0.9	1.2		0.1
	カバチトノバチ	0.6			0.3
0.3-0.7cm	ジガバチトキ属spp.			3.5	
	クビトノバチ			2.1	
	ヤマトハムシトノバチ			1.3	
	フタスジスズバチ			0.6	
	カバフスジトノバチ			0.8	
	ルリジガバチ			0.2	
	ツツハバチ属spp.			0.1	
	ハキリバチ属spp.			1.5	
	ハラツヤハバチ属sp.			0.0	

表1-2 10本以上の竹が存在した調査地点（小生息場所）における
借坑性ハチ類群集による竹利用率

竹の内径		年次			
		1981	1982	1983	1984
2cm-	調査地点数	28	13	135	9
	利用可能竹数	738	442	3635	274
	営巣竹数	64	81	306	63
	竹利用率	8.7%	18.3%	8.4%	23.0%
0.7-2cm	調査地点数	24	12	24	11
	利用可能竹数	2664	1038	729	591
	営巣竹数	522	278	189	281
	竹利用率	19.6%	26.8%	25.9%	47.5%
0.3-0.7cm	調査地点数			55	
	利用可能竹数			3890	
	営巣竹数			550	
	竹利用率			14.1%	

表1-3 年次ごとの継続調査地点数

調査地点の種別	営巣場所	1980	1981	1982	1983	1984	平均
稲城竹小屋	稲城竹のみ	18	18	7	11	3	11.4
	人工竹および 稲城竹	0	10	6	33	9	11.6
	人工竹のみ	0	14	6	23	2	9.0

点に人工竹を置いたわけではなく、人工竹を置いた地点は毎年変動した（1983年で23カ所）。

なお、調査地点のうち、st.9および76の2ヶ所は広葉樹林内の日射が直接当たらないうすぐらい場所であったが、それ以外の調査地点はすべて開放的な場所に設定した。

第2章 個体数の時間的、空間的変動

2-1 はじめに

昆虫の個体数が密度依存的な機構により調節されているのかどうかという点については1950年代から1960年代にかけてはげしい論争が展開された。現在では、密度依存過程の存在をほぼ全面的に否定した Andrewartha & Birch (1954)らの見解は誤りであり、すべての個体群は密度依存的にその増加を制限されざるをえないと考えられている。これは、個体群が無限に増え続けもせず、また絶滅することもなくある範囲の密度を維持している事実から必然的に導かれる理論的帰結でもある (Royama, 1977; Murdoch & Walde, 1989)。

ただし Solomon (1949, 1976)が指摘したように、きびしい調節をうけ、平衡状態にある種もあれば、平衡密度に達することがまれで、通常は密度に依存しない外的要因によって変動している種もあるだろう。MacArthur & Wilson (1967)は、前者では競争力を強め、平衡密度(K)を増大させるような選択が、後者では内的自然増加率(r)を増大させるような選択がそれぞれ優越することを理論的に示した。

個体群の平衡、非平衡に関する理解がこのように1960年代の終わりまでに一応の決着をみていたにもかかわらず、1970年代の終わりから現在にいたるまで、再びこの問題が特に生物群集の平衡、非平衡をめぐって論争されている。この論争が再燃化した理由は、1970年代に急速に進んだ個体群と群集に関する理論的な研究が、資源の量に対して飽和状態にある平衡個体群および平衡群集を仮定して進められてきたことへの反動であろう。Connell & Sousa (1983)やStrong (1984a, 1984b, 1989)、Stiling (1987, 1988)、およびWalde & Murdoch (1988)らは、過去の動物個体群動態に関する諸研究を再検討し、個体群が安定平衡を保ちながら維持されている例は少なく、多くが平衡密度レベル以下で機会的に変動していると考えられることを示し、いわゆる密度の天井(ceiling)と床(floor)の間で個体数は変動しながら存続して

いることを強調した。また、これと同様の観点から Wiens (1977) や Connell (1980) などは、群集構造の非平衡性を指摘し、種間競争の普遍性を否定した。

またその一方で、個体群の密度依存的な調節機構が存在するという前提のもとでも、昆虫個体群の密度調節の具体的な機構に関してこれまで意見が二極分岐してきた。ひとつの見解は、個体数は資源量に対して飽和状態に維持されるか、または飽和状態になる前に種内関係によって産卵抑制や密度依存的移動がおこることにより平衡密度に調節されるというものである (Dempster, 1971, 1983; Dempster & Pollard, 1981; Ohgushi & Sawada, 1985; Kuno, 1987)。もう一方の見解は、昆虫の個体数は通常、資源に対する飽和密度のはるか下で安定しており、この個体数の調節(あるいは抑制)は主に捕食者や寄生者の密度依存的な働きによっているとするものである (Hairston, Smith & Slobodokin, 1960; Connell, 1975; Hassell, 1980, 1985, 1987; Strong, Lawton & Southwood, 1984; Royama, 1984; Hassell, Southwood & Reader, 1987; Hassell, Latto & May, 1989)。

資源量に対する平衡、および捕食者や寄生者の作用による平衡というこの二つの見解は、統一的に理解することが可能である。Price et al. (1990) は、資源に対して平衡状態にある種 (latent species) と、内的、外的な要因により通常は密度が抑えられているものの、状況しだいで大発生に移行し、資源を消費しつくす種 (eruptive species) があることを示唆した。この類別は Pianka (1970) の K 戦略種、r 戦略種の区別とも類似している。Takahashi (1964) や Southwood (1975) は、Price らのいう eruptive species における二つの平衡密度、すなわち広食性捕食者らによって保たれる第1の平衡密度と、捕食者からのエスケープがおこって種内競争によって達成される第2の平衡密度の存在をすでに理論的に予測していた。Southwood et al. (1989) はガマズミコナジラミ (*viburnum whitefly*, *Aleurotrachelus jelinekii*) の16世代にわたる生命表の分析から、二つの平衡密度の存在を実証的に示した。

このように、個体群には何らかの密度依存作用のはたらくことは認めながらも、次の2点についての論争がおこっているのが現状である。

①強い密度依存作用は、進化的な時間の中でごくまれにしかはたらないのか、それともほとんど常時はたっているのかという点、②個体群の平衡は資源をめぐる種内・種間競争と、捕食者などの密度依存作用のいずれによって達成されているのかという点である。これらの点に関連してHairston, Smith & Slobodkin (1960)やSlobodkin, Smith & Hairston (1967)、森下(1975)、Menge & Sutherland (1976, 1987)、およびSchoener (1986, 1989)らは、動物の栄養段階における位置や分類群によって、個体数の調節機構の種類やその作用の強さがある一定の法則性をもって変化することを予測した。

本章では、オオカバフとオオフタオビの2種のドロバチ個体群が資源（特に餌資源と営巣場所）に対して飽和状態にあるかどうか、ないとすれば飽和密度レベルよりもずっと下のレベルでどのような要因によって調節（あるいは抑制）されているのかを各発育段階の個体数の変動のデータから検討する。変動や安定化のより詳しい機構については第3章以下で述べる。

まず、成虫の羽化個体数、営巣個体数の季節的な消長を概観し、次に生活史の各ステージの密度が世代間で、また世代内の場所ごとでどのように変動したかを示す。最終的には、変動主要因の検出をMorris (1963)の方法で、また密度依存性の検出をKuno (1987)の方法にしたがっておこなうことにより、個体群が攪乱されたり、密度依存的な調節を受けたりするステージとその強さを探ることが本章の目的である。

2-2 調査方法

2-2-1 営巣個体数の調査

調査対象とした小生息場所を数日おきに巡回し、各小生息場所で約30分間観察をおこなった。まず、各種ハチ類の営巣雌成虫数を記録し、オオカバフ、オオフタオビ、カバフ、およびカバオビの4種については胸部背面にペイントマーカ―を用いて個体識別マーカ―をほどこした。

この4種については営巣している竹筒にも識別番号を記入し、オオカバフが1本の稲城竹の切口の中に複数営巣している場合は、その竹筒内での巣の入口の位置も記録した。このような調査を1981年には約3日ごと、1982、1983、および1984年には約10日ごとにおこなった。各年次の調査地点数はすでに表1-3に示した。第1章で述べたように、調査地点の数や場所は毎年若干変化したが、岩倉地区の11ヶ所の小生息場所(st. 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 11, 47, 48)については4年間を通じて毎年調査をおこなった。以下、この11ヶ所をまとめて経年調査地点と呼ぶ。オオカバフ個体数の年次変動の解析には、この11ヶ所のうち、4年間まったく人為的な攪乱が認められず、また人工竹の設置もほとんどおこなわれなかった5ヶ所(st. 6, 8, 10, 11, 47)についておこなった。

2-2-2 産卵数の調査

オオカバフ以外のすべての営巣性ハチ類については、前回の調査時以降に営巣が終了した巣をすべて回収、解体することにより産卵数を調べた。オオカバフについては巣を回収せず、営巣終了巣数に巣当たり平均産卵数を乗じた値を総産卵数とした。オオカバフは、年2世代を経過するので第一世代と第二世代の卵数を区別する必要がある。1982年の連続行動観察の結果から、第一世代成虫の営巣活動は8月中旬までにほぼ終わり、また第二世代成虫の営巣活動は8月の中旬以降から始まることになっていたため、ここでは便宜的に8月半ばまでの営巣終了巣数から算出した値を第一世代の卵数、それ以降のものを第二世代の卵数とした。

2-2-3 羽化成虫数の調査

営巣性ハチ類はすべて、泥、ヤニ、植物の可塑材などで閉塞された巣から羽化脱出する際に、必ず脱出坑を残す。捕食者および捕食寄生者も同様に脱出坑を残すが、その形状から寄主のものと容易に区別できる。

オオカバフについては、営巣個体数調査時に、この脱出坑の数を同時に調べた。脱出坑数に、脱出坑当り平均成虫脱出数を乗じた値を総羽化成虫数とした。なお、1981年には前世代の成虫の営巣がみられたすべての竹筒にナイロン製の網をあらかじめかけておき、成虫の羽化脱出時期（6月中旬～8月上旬）に毎日網の中に脱出しているすべての羽化成虫数を数え、個体識別マークをほどこした後、放逐した。前述の脱出坑当り平均羽化成虫脱出数はこの調査結果からもとめた。羽化成虫の第一世代、第二世代の区別は羽化個体数の季節消長の傾向から、便宜的に7月上旬までの脱出坑数、および羽化成虫数を第一世代成虫のものとし、それ以降のものを第二世代のものとした。

オオカバフ以外のすべての営巣性ハチ類については、回収した営巣終了巣内の育児室の内容物を、1育児室ずつそのまま綿栓をした10mlのサンプル管へ移した後、野外温度条件下で飼育し、羽化成虫数を調べた。羽化したハチ、捕食者、捕食寄生者の成虫は、基本的にすべてもとの小生息場所へ放逐した。羽化成虫を放逐する際には、竹筒内やサンプル管内からハチ自身が歩行→飛翔により自然に脱出できるように操作した。

2-2-4 利用可能な営巣場所数の調査

利用可能な営巣場所の数を、各小生息場所について随時、毎年調査した。降雨の影響を受けない場所にある竹筒で、切口の内部が汚れたり、カビが生えたりしておらず、しかも竹筒自体がひび割れたりしていないものを利用可能な竹筒と判定した。

2-2-5 個体数と個体群パラメータの表現

個体数の年次変動の解析においては、個体数と個体群パラメータの表現について以下のように統一した。

A. オオカバフスジドロバチ

個体数のうち、羽化成虫数と産卵数は経年調査地点のうちの5ヶ所 (st. 6, 8, 10, 11, 47) で全数調査して得た値の常用対数で、また営巢成虫数は上記5ヶ所における日当り平均営巢成虫数の常用対数でそれぞれ表した。第 t 年 ($t=1\sim 4$) の第 i 世代 ($i=1\sim 2$) における羽化成虫数、営巢成虫数、産卵数をそれぞれ $A(t, i)$ 、 $NA(t, i)$ 、 $E(t, i)$ とし、また羽化成虫定着率、産卵率、卵から成虫までの生存率をそれぞれ $P(t, i)$ 、 $F(t, i)$ 、 $S(t, i)$ とする。ただし、

$$P(t, i) = NA(t, i) - A(t, i)$$

$$F(t, i) = E(t, i) - NA(t, i)$$

$$S(t, i) = A(t, i+1) - E(t, i)$$

のように定義する。一方、 $I(t)$ を第 t 年の第一世代羽化成虫数から翌年の第一世代羽化成虫数までの年間増殖率、 $I(t, i)$ を第 t 年の第 i 世代羽化成虫数から次世代羽化成虫数までの増殖率とし、

$$I(t) = A(t+1, 1) - A(t, 1)$$

$$= I(t, 1) + I(t, 2)$$

$$= \{P(t, 1) + F(t, 1) + S(t, 1)\} + \{P(t, 2) + F(t, 2) + S(t, 2)\}$$

と定義する。以上のパラメータ間の関係を図2-1に示した。

B. オオフタオビドロバチ

岩倉地区について、各年次において少なくとも1つの巣が作られた小生息場所の数は、1981、1982、1983、および1984年それぞれで、14、7、9、および10ヶ所であった。個体数の年次変動は、これらの小生息場所1ヶ所あたりの常用対数で表した。第 t 年における卵、1令幼虫、前蛹、蛹、および羽化成虫それぞれの個体数を、 $E(t)$ 、 $L(t)$ 、 $PP(t)$ 、 $P(t)$ 、および $NA(t)$ とした。また卵→1令幼虫、1令幼虫→前蛹、前蛹→蛹、および蛹→羽化成虫の間の生存率をそれぞれ、 $S_E(t)$ 、 $S_L(t)$ 、 $S_{PP}(t)$ 、および $S_P(t)$ 、羽化成虫から次世代の卵までの増殖率を $O_v(t)$ とすると、

$$S_E(t) = L(t) - E(t)$$

$$S_L(t) = PP(t) - L(t)$$

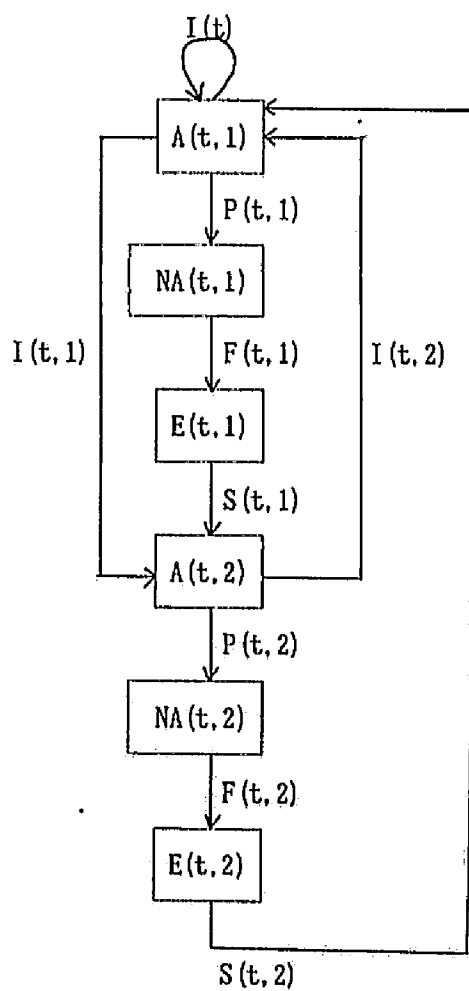


図2-1 オオカバフスジドロバチの個体数変動をあらわすパラメータ間の関係

$$S_{PP}(t) = P(t) - PP(t)$$

$$S_P(t) = NA(t) - P(t)$$

$$O_U(t) = E(t+1) - NA(t)$$

となる。また、 $I(t)$ を第 t 年の卵数から第 $t+1$ 年の卵数までの年間（世代間）増殖率と定め、

$$\begin{aligned} I(t) &= E(t+1) - E(t) \\ &= S_E(t) + S_L(t) + S_{PP}(t) + S_P(t) + O_U(t) \end{aligned}$$

と定義する。

2-3 結果

2-3-1 個体数の季節変動

A. オオカバフスジドロバチ

a. 羽化成虫数

図2-2に1981年における野外での羽化成虫数の経日的な変化を示した。第一世代成虫は、6月中旬に集中的に羽化した。一方、第二世代成虫は8月中旬から9月上旬にかけて羽化しているが、羽化時期は分散していた。図2-3には、1981年から1984年までの各年について累積羽化個体数の季節的推移を示した。1981年については図2-2のデータをもとにしたが、それ以外の年は野外において新規に発見された羽化脱出坑数のデータをもとにして羽化成虫数を算出した。各年とも、基本的な羽化パターンは1981年と類似していた。

b. 営巣個体数と産卵数

図2-4に営巣個体数の、図2-5に累積産卵数のそれぞれ季節的推移を示した。雌成虫の営巣活動は6月中旬に始まり、その後ほぼ一定の営巣個体数を維持するが、9月後半には次第に個体数が減少傾向に移る。営巣活動が終わるのは1984年を除いては10月上旬であったが、1984年には10月下旬まで続いた。累積産卵数は各年とも季節の推移とともにほぼ直線的に増加しており、季節的に一定の率で産卵がおこなわれてい

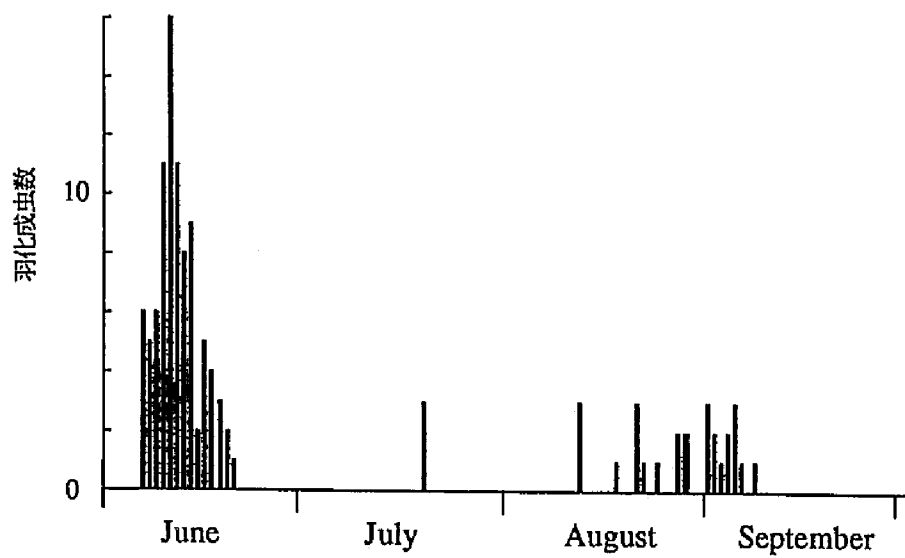


図2-2 オオカバフスジドロバチの経年調査地点における羽化成虫数の季節的推移(1981年)。

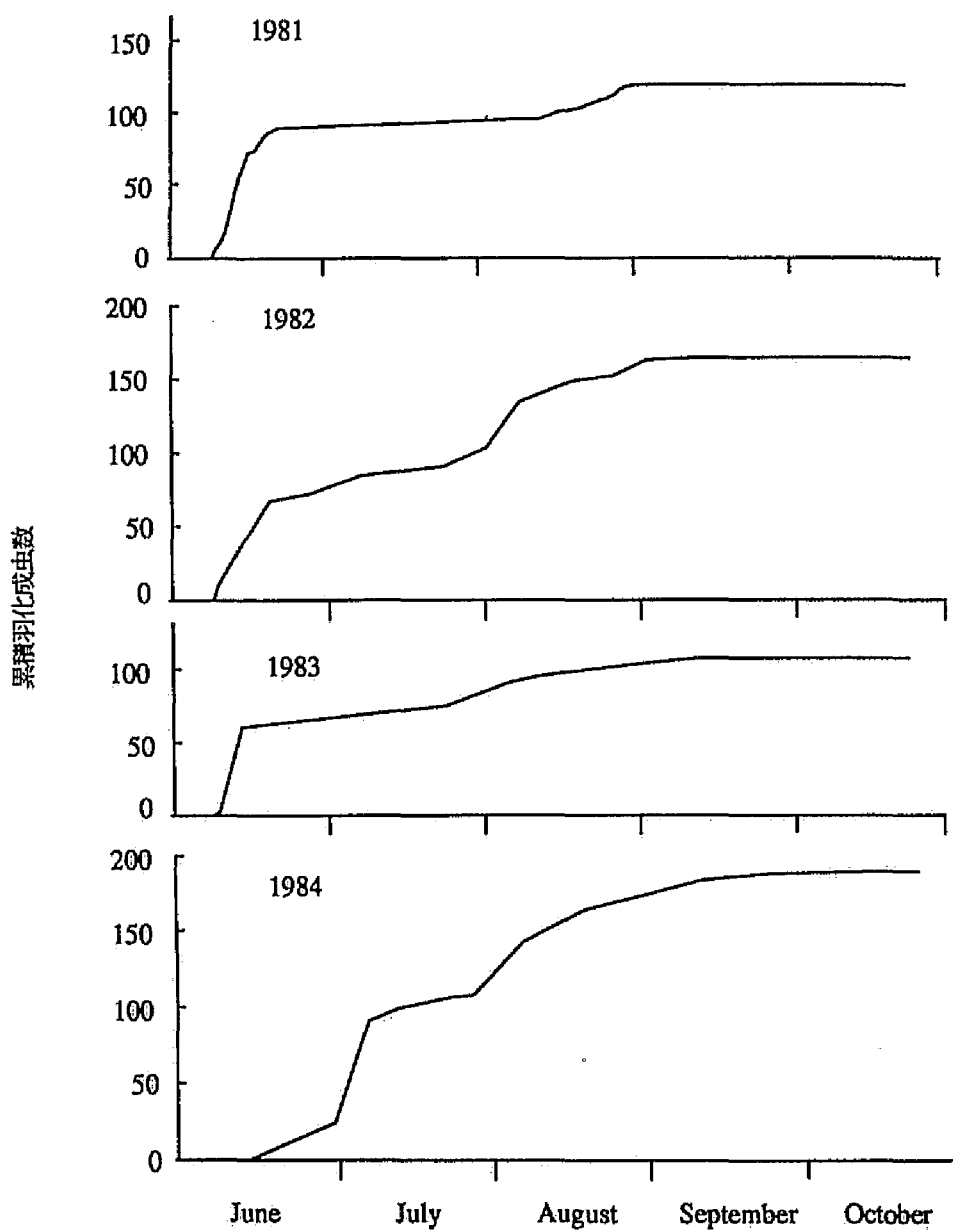


図2-3 オオカバフスジドロバチの経年調査地点における累積羽化成虫数の季節的推移。

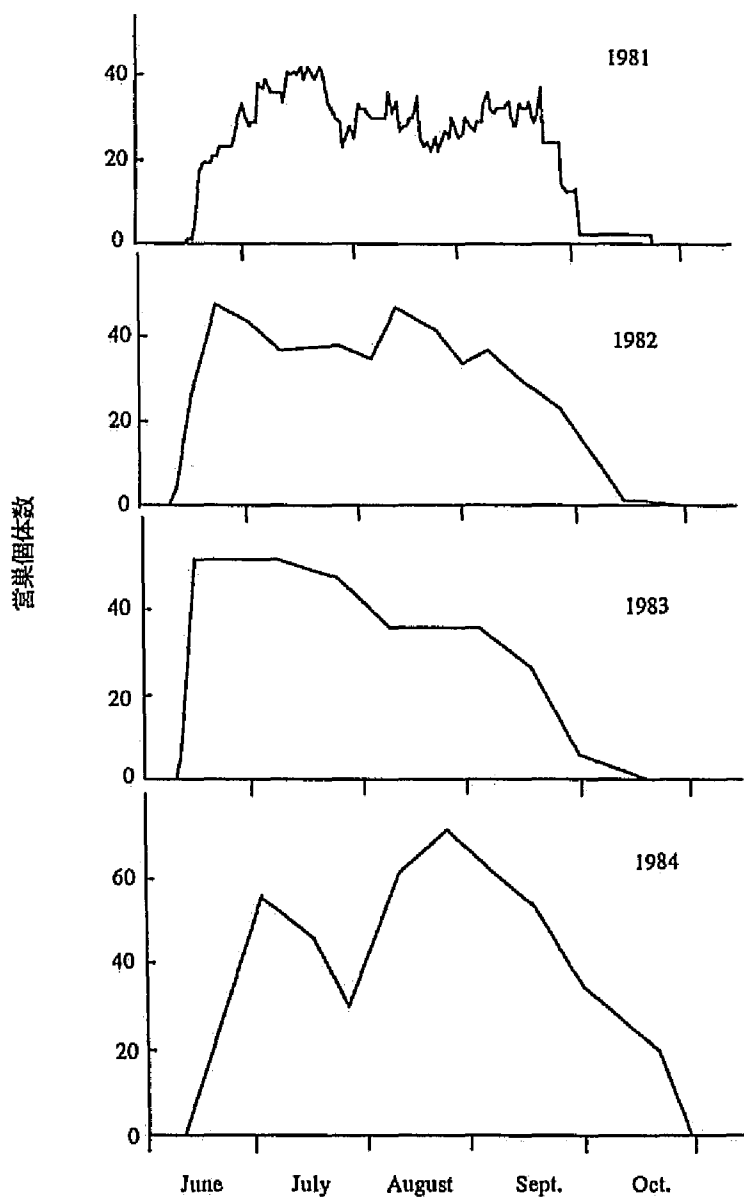


図2-4 オオカバフスジドロバチの経年調査地点における営巣個体数の季節的推移。

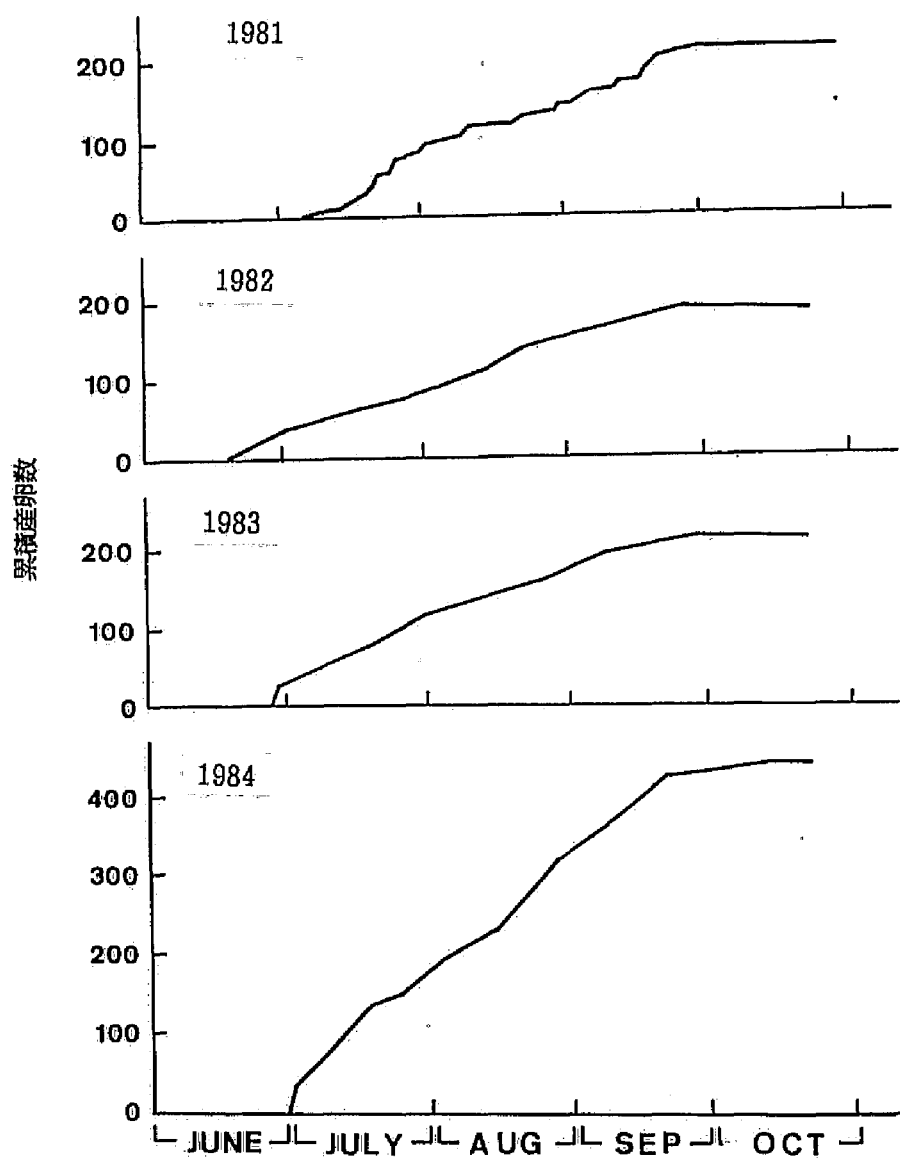


図2-5 オオカバフスジドロバチの経年調査地点における累積産卵数の季節的推移。

ることを示している。

B. オオフタオビドロバチ

a. 羽化成虫数

雌雄別の累積羽化成虫数の季節的推移を図2-6に示した。雄は6月中旬から7月上旬にかけて、雌はそれより遅れて、おもに7月中旬に羽化した。

b. 営巣個体数と産卵数

図2-7は、1981年の営巣個体数の季節的推移を示したものである。営巣個体は7月、8月にも若干はみられたが、9月から10月にかけて急増した。雌成虫の羽化時期が7月中旬であることから考えると、羽化した雌成虫は約1ヶ月半の間ほとんど営巣活動をしていない可能性が示唆される。図2-8には、4年間の累積産卵数の季節的推移を示した。やはりどの年も8月までの産卵数は少なく、9月から10月上旬にかけて多くの産卵がおこなわれることがわかる。産卵の終了時期は10月中旬頃であった。

C. その他の営巣性ハチ類

a. 羽化成虫数

カバオビの累積羽化個体数の季節的推移を図2-9に示した。雌雄ともに7月下旬に集中的に羽化しており、オオフタオビと同様、雌は雄よりも遅れて羽化していた。その他のハチの羽化時期については断片的な情報しかない。フタスジスズバチ成虫は1982年5月中旬の5日間のうちに2雄4雌が、チビドロバチの第二世代成虫は1983年7月中旬から8月中旬にかけて時期的に分散して7雄14雌が、それぞれ羽化した。

b. 営巣個体数と産卵数

営巣個体数の季節的推移を、カバオビとカバフについて図2-10と図2-11にそれぞれ示した。カバオビは8月中旬から9月中旬にかけての1ヶ月間、カバフは6月下旬もしくは7月上旬から10月上旬までの長期にわたって営巣個体が認められた。カバオビは羽化個体数の季節的推移からみても年1世代であるといえる。

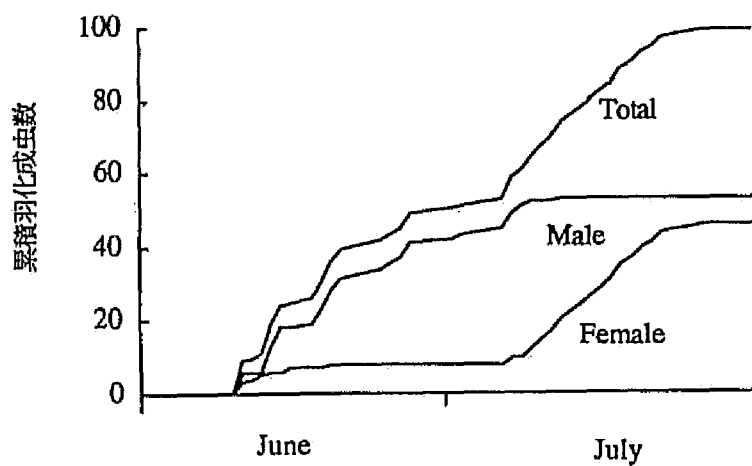


図2-6 オオフタオビドロバチの累積羽化成虫数の季節的推移(1982年)。

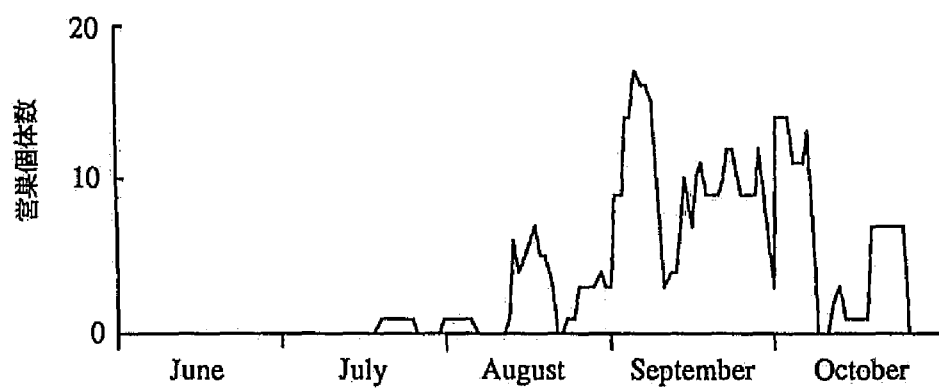


図2-7 オオフタオビドロバチの岩倉地区、24ヶ所の小生息場所における営巣個体数の季節的推移(1981年)。

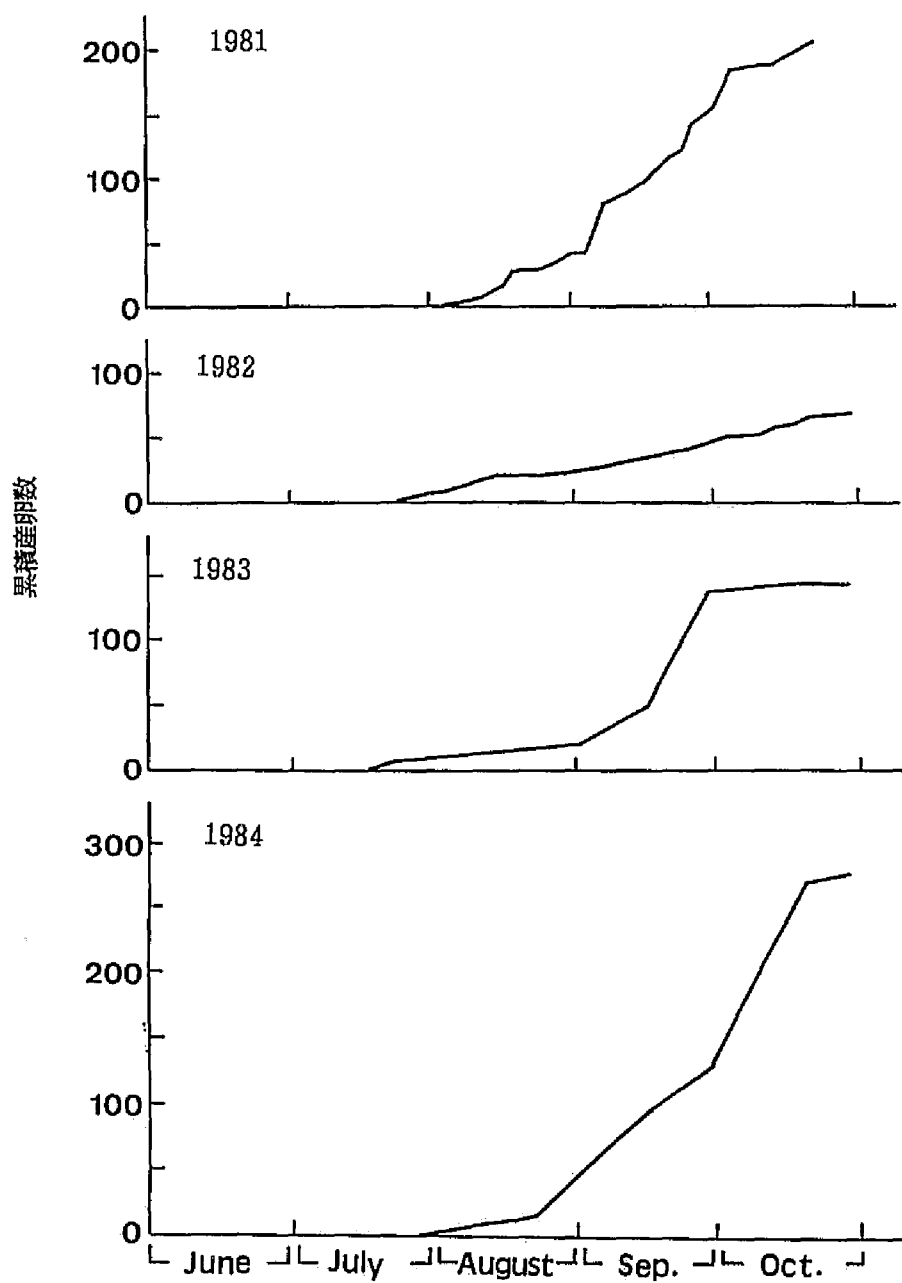


図2-8 オオフタオビドロバチの岩倉地区における累積産卵数の季節的推移。

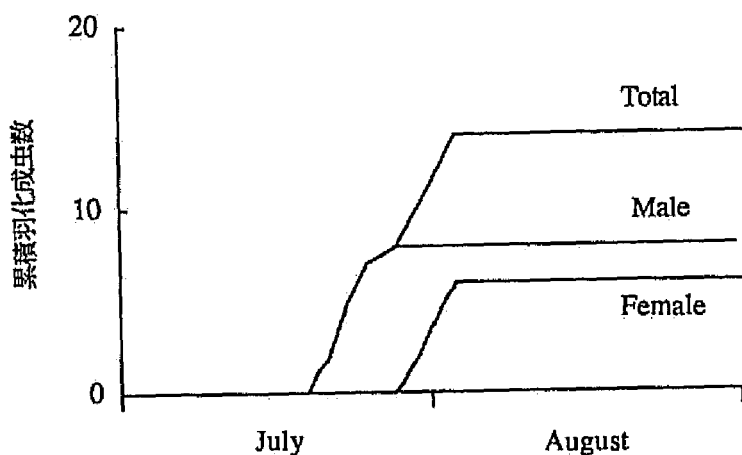


図2-9 カバオビドロバチの累積羽化成虫数の季節的推移 (1982年)。

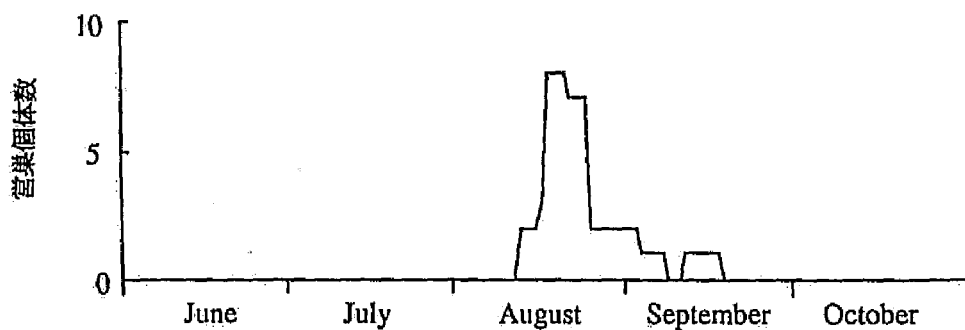


図2-10 カバオビドロバチの調査地全域における営巣個体数の季節的推移 (1981年)。

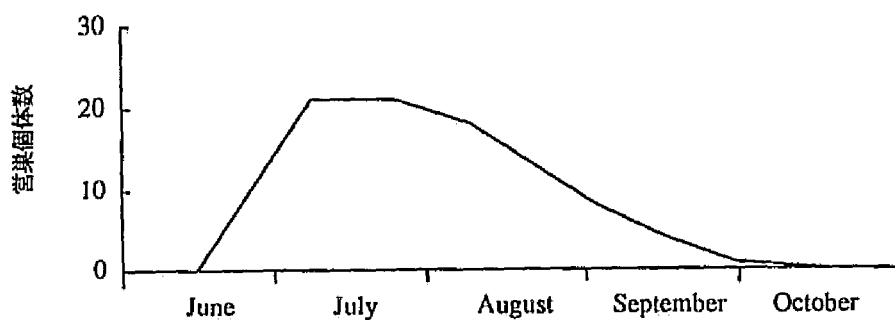


図2-11 カバフスジドロバチの調査地全域における営巣個体数の季節的推移(1983年)。

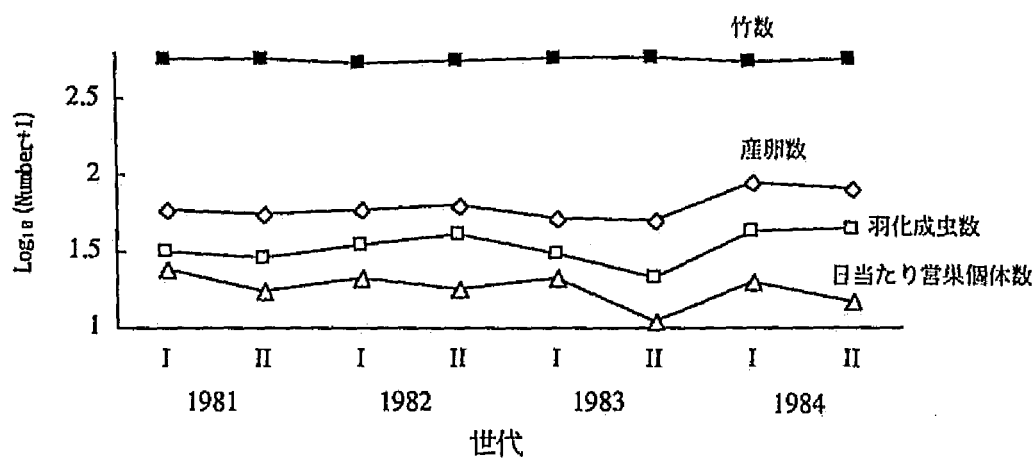


図2-12 経年調査地点におけるオオカバフスジドロバチ個体数の年次変動。

次に各種ハチ類の完成巣数の季節的推移と1巣当たり平均産卵数を表2-1に示した。この表には、調査地全域の人工竹に営巣したすべてのハチ類の1983年の情報が含まれている。ハナバチ類を除くと、営巣時期は各種とも6月から10月に限られているが、この5ヶ月間のなかで各種の営巣時期にはかなり種特異的な傾向が認められる。表中の16グループから、メイガ科、ハマキガ科などの巻葉性の鱗翅目幼虫を狩るオオカバフ、オオフタオビ、カバフ、チビドロバチ、フタスジスズバチの5種をとりあげ、また図2-10のカバオビも含めてドロバチ6種の季節消長を比較してみよう。まず、生重が数mg程度の小型の餌を狩るカバフ、チビドロバチ、カバオビの3種は、カバフがおもに7月、チビドロバチが7月から8月、カバオビが8月から9月にそれぞれ営巣した。一方、中型から大型（生重10～100mg程度）の餌を狩る残りの3種では、オオカバフが7月から9月、フタスジスズバチが8月から9月、オオフタオビが9月から10月にそれぞれ多くの営巣がおこなわれた。

2-3-2 個体数の年次変動

A. オオカバフスジドロバチ

図2-12に経年調査地5ヶ所における、4年間、8世代にわたる羽化成虫数、日当たり営巣雌成虫数、および各世代の成虫による産卵数の変動を、営巣場所として利用可能な竹筒の数とともに示した。世代間でみても年間でみても、個体数は非常に安定していることがわかる。真数でみたときの個体数の最大値と最小値の比は、羽化成虫数、日当たり営巣雌成虫数、産卵数のそれぞれについて順に、第一世代では、1.41, 1.23, 1.66倍、また第二世代では、2.08, 1.62, 1.58倍であった。また、利用可能な竹筒の数に対して、産卵数は低いレベルにあり、平均すると真数にして産卵数は竹筒数の11.2%にすぎなかった。1本の稲城竹には平均 1.51 ± 0.56 (SD) ($n=39$) 個の巣が、また1個の巣には平均 2.0 ± 1.15 ($n=36$) 室の育児室が作られていたので、1本の竹筒には平均3.02卵が産卵されたことになり、これを勘案すると竹筒の利用率は平均3.7%と推定される。すなわち、個体数の低密度安定性は、営巣場所の絶対数

表2-1. 各種営巣性ハチ類の調査地全域の人工竹における月別営巣終了巣数 (1983年)

種名	学名	営巣終了巣数						1巣当り 産卵数
		5月	6月	7月	8月	9月	10月	
ツツハナバチ属 spp.	<i>Osmia</i> spp.	4						6.75
ヤマトハムシドロバチ	<i>Symmorphus apiciornatus</i>		22	48				2.00
ジガバチモドキ属 spp.	<i>Trypoxylon</i> spp.		15	18	29	54	71	4.37
カバフスジドロバチ	<i>Pararrhynchium ornatum</i>		6	34	14	4	1	1.88
チビドロバチ	<i>Stenodynerus frauenfeldi</i>		7	52	49	5		3.07
オオツヤクロジガバチ	<i>Pison strandi</i>			6				3.83
ルリジガバチ	<i>Chalybion japonicum</i>			2	10			1.25
ハキリバチ属 spp.	<i>Megachile</i> spp.			2	75	1	1	—
オオカバフスジドロバチ	<i>Orancistrocerus drewseni</i>			7	6	7	1	2.31
オオフタオビドロバチ	<i>Anterhynchium flavomarginatum</i>			7	15	45	50	1.85
ヒメベッコウバチ属 spp.	<i>Auplopus</i> spp.				11			—
アルマンモモアカアナバチ	<i>Spheg harmandi</i>				1			—
オオハキリバチ	<i>Chalicodoma sculpturalis</i>				4		1	1.60
コクロアナバチ	<i>Isodontia nigella</i>				1		4	1.40
フタスジスズバチ	<i>Discoelius japonicus</i>				9	16	3	3.42
ハラツヤハナバチ属 spp.	<i>Hylaeus</i> spp.						1	—
計		4	51	176	224	132	133	

による制限を受けたためのものではなかった。

次に、各世代ごとに個体数の変動様式をみたものが図2-13と図2-14である。またこれを5ヶ所の各小生息場所について図2-15と図2-16に示した。まず、第一世代、第二世代ともに全体としての個体数はすでに述べたように安定していた。一方これを各小生息場所ごとに分割した結果をみると、st.10, 11, 47においては個体数が比較的安定している一方で、st.8では、年の推移につれて次第に個体数が増加しており、またst.6では、個体数のレベルが全体に低く、1983年の第一世代では成虫の羽化がまったくみられなかったことがわかる。st.8は1978年に稲城竹が新たに設置された場所であり、調査時点ではオオカバフ個体群が定着した後、増殖の過程にあったものと判断される。st.6は後でも述べるように周囲に餌昆虫の生息場所が少なく、餌条件が劣悪な場所であった。また、個体数変動の傾向を各生息場所と全個体群とで比較すると、もちろん例外はあるが、全体としてはパラレルに変動しているとみることができる。それはたとえば1984年の第一および第二世代や、1982年の第二世代における全個体群としての個体数の上昇傾向が、ほとんどの小生息場所においても同様に見いだされることからうかがえる。

各小生息場所、および全体としての個体数の変動性の大きさをステージ間で比較するために、Kuno (1973)に従って表2-2に4年間の個体数の分散値を示した。まず、全個体群としての個体数の分散値は、各小生息場所におけるそれよりも一貫して小さかった。すなわち、各小生息場所における個体数の変動性が、加算されることにより相殺されて全体としての安定性を高めているという結果が得られた。また分散値は、第一世代、第二世代ともに羽化成虫数から営巣個体数の間で小さくなっており、この段階において個体数の安定化がおこっている可能性が示唆された。この傾向は、全個体群でみたときにも、また各小生息場所における平均値でみたときにも認められた。

以上の年次変動性に関する結果をまとめて示したのが、図2-17である。これは各世代の各ステージにおける個体数の平均値の推移と、変動範囲をその上下に標準偏差 $\times 2$ の値で示したものである。羽化成虫数

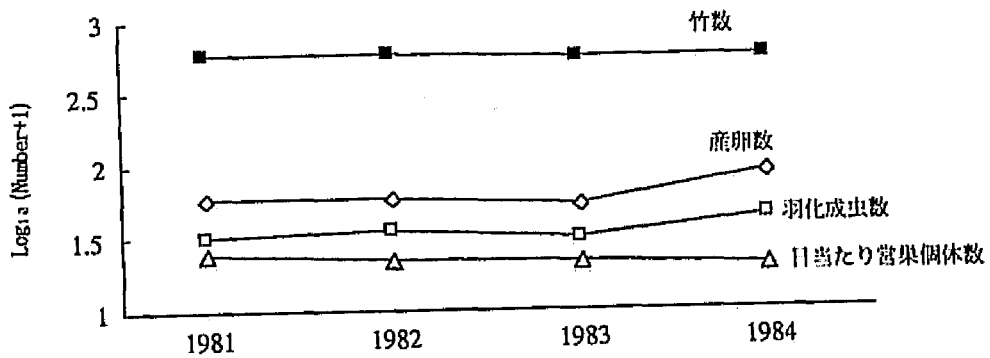


図2-13 オオカバフスジドロバチの第1世代個体数の年次変動（5ヶ所の合計）。

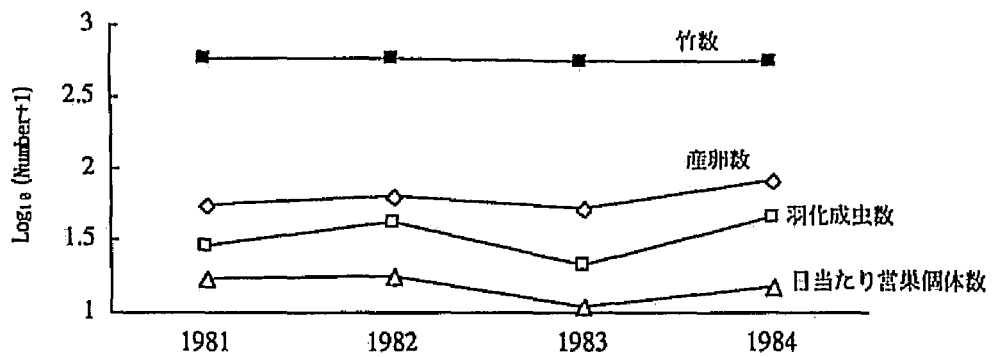


図2-14 オオカバフスジドロバチの第2世代個体数の年次変動（5ヶ所の合計）。

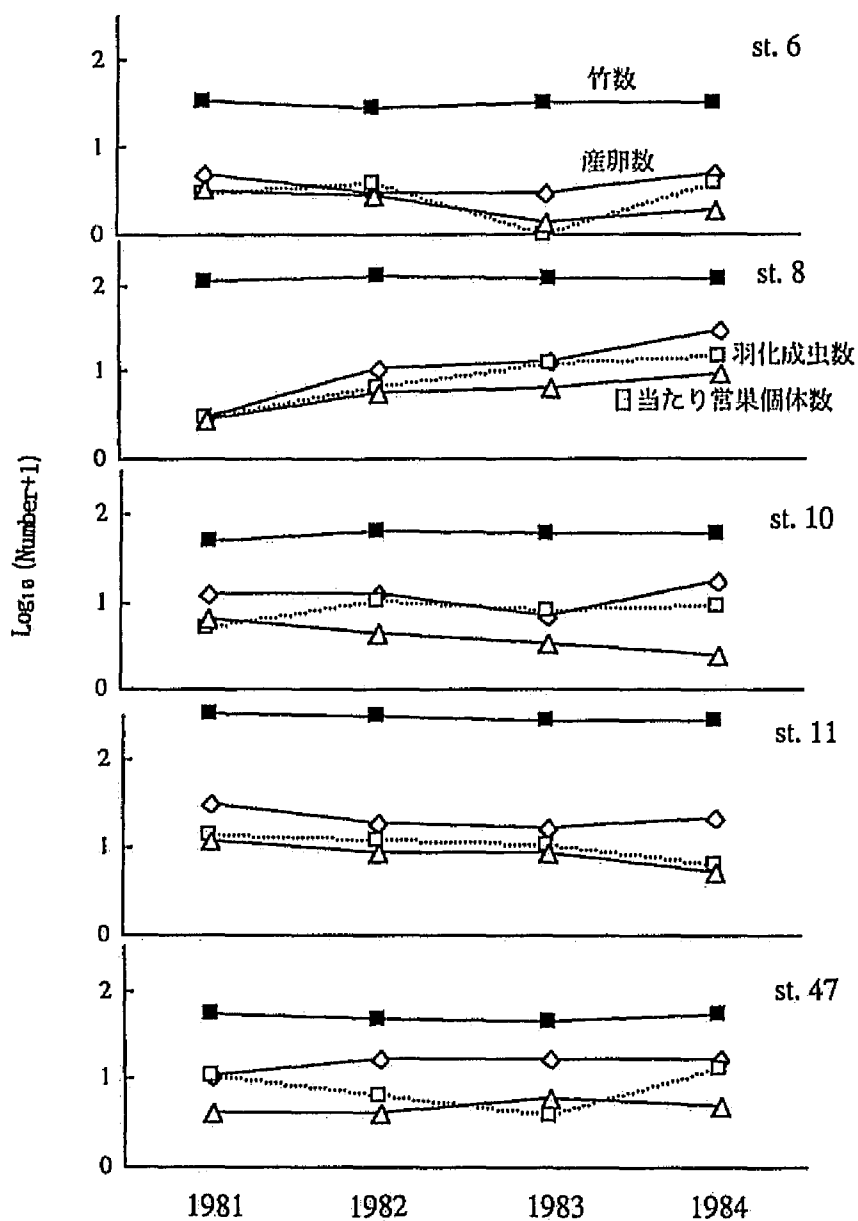


図2-15 オオカバフスジドロバチ第1世代個体数の各小生息場所における年次変動。

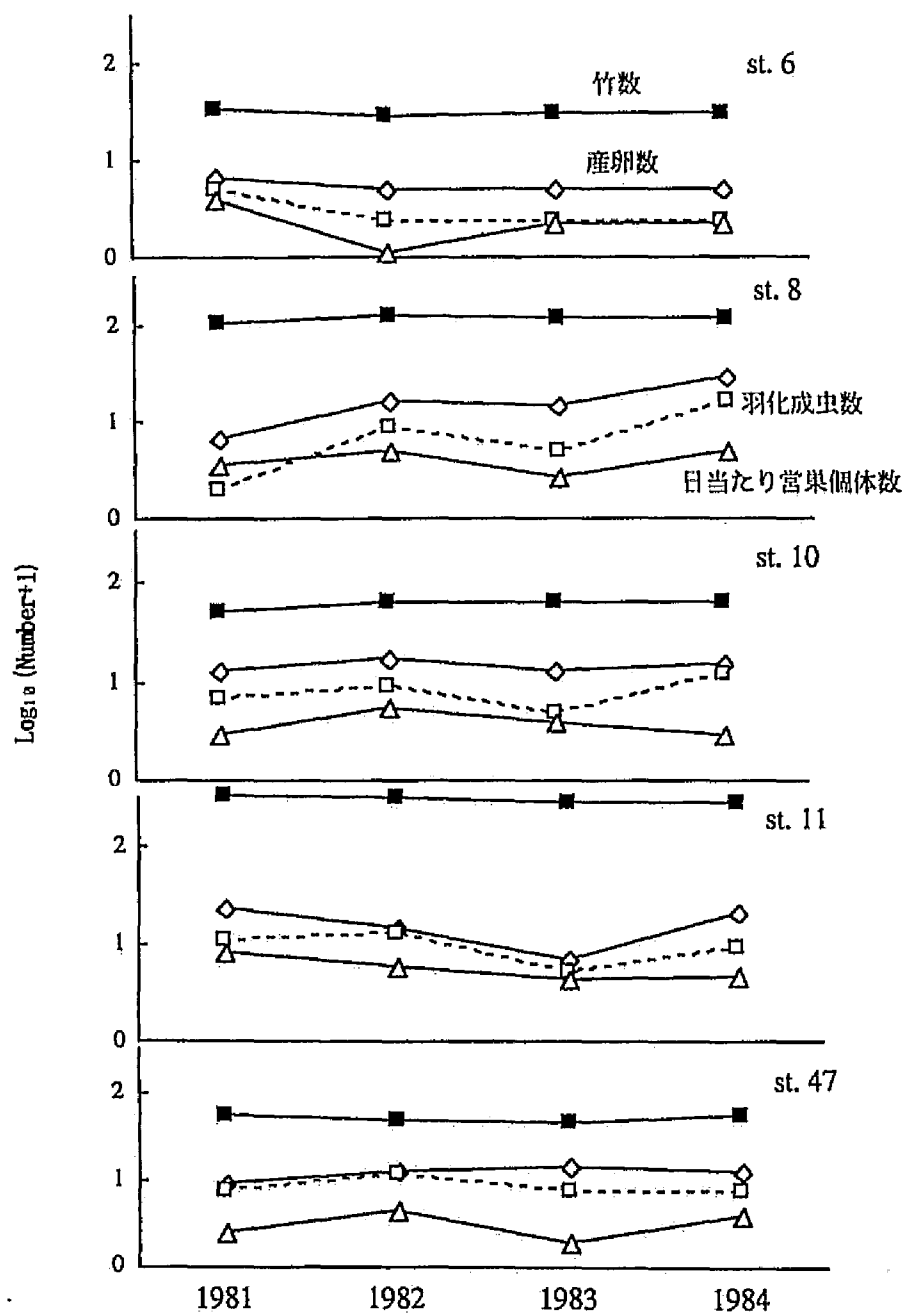


図2-16 オオカバフスジドロバチ第2世代個体数の各小生息場所における年次変動。

表2-2 オオカバフスジドロバチ個体数の4年間にわたる変動の大きさ（個体数の対数変換値の分散値 $\times 10^3$ ）。

	第一世代			第二世代		
	羽化成虫数	営巣個体数	産卵数	羽化成虫数	営巣個体数	産卵数
st. 6	56	25	12	20	37	4
st. 8	72	34	131	119	14	52
st. 10	15	24	20	19	11	2
st. 11	15	15	10	24	11	41
st. 47	46	5	6	7	21	7
平均	41	21	36	38	19	21
st. 6~47合計	3	1	7	17	7	6

表2-3 オオカバフスジドロバチ個体数の年次間変動を規定する主要因の分析。年次間の羽化成虫数増加率(I)を、第一世代および第二世代の羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)に分割し、各要素とIの間の回帰関係をみた。

	P(t, 1)	F(t, 1)	S(t, 1)	P(t, 2)	F(t, 2)	S(t, 2)
回帰係数(b)	0.25	-0.22	-1.22	0.40	0.60	1.19
相関係数(r)	0.52	0.75	0.97	0.52	0.72	1.00
P	ns	ns	ns	ns	ns	<0.005

表2-4 オオカバフスジドロバチの年次間増殖率(I)の密度依存性を羽化成虫数(A)との回帰関係により調べた。また、第一世代および第二世代の羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)にみられる密度依存性を、それぞれ羽化成虫数(A)、営巣成虫数(NA)、および卵数(E)との回帰関係により調べた。

	I(t)	P(t, 1)	F(t, 1)	S(t, 1)	P(t, 2)	F(t, 2)	S(t, 2)
回帰係数(b)	-3.32	-1.42	-2.52	0.17	-0.58	-0.68	-2.50
相関係数(r)	0.94	0.96	0.78	0.15	0.78	0.61	0.98
プロット数	3	4	4	4	4	4	3
P	ns	<0.05	ns	ns	ns	ns	ns

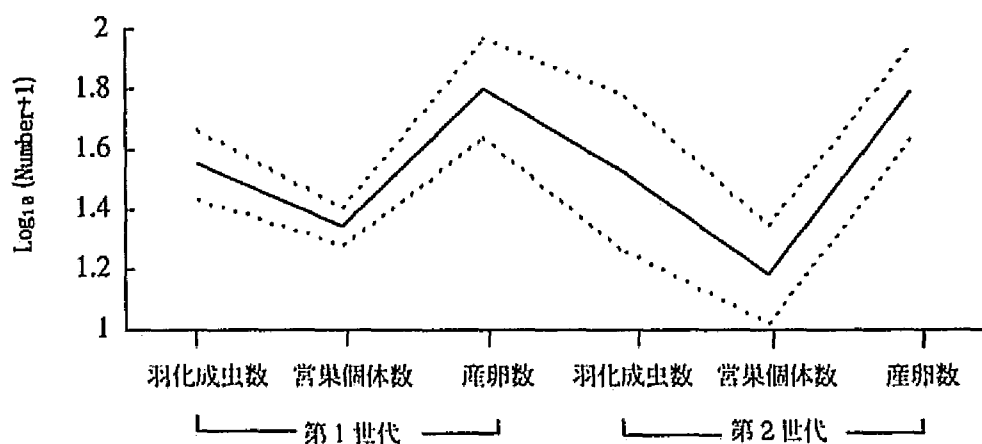


図2-17 オオカバフスジドロバチ個体数の1年間の変動パターン（実線）。各ステージにおける4年間の変動の大きさを平均値±標準偏差 $\times 2$ （点線）であらわした。

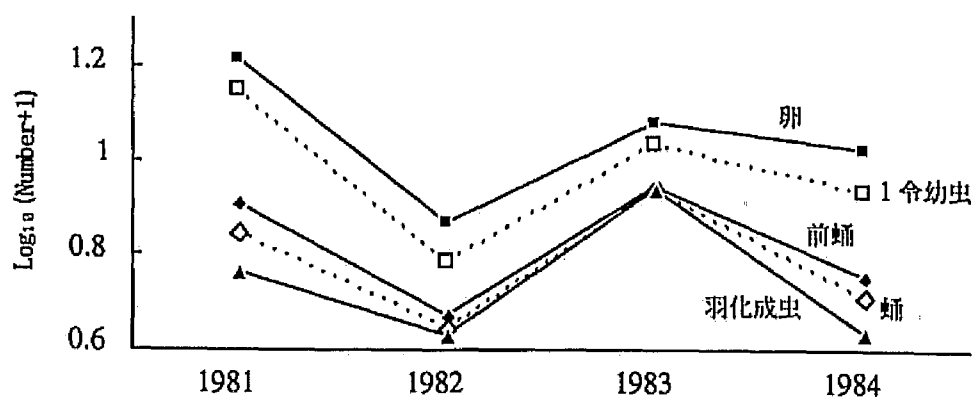


図2-18 岩倉地区におけるオオフタオビドロバチの小生息場所あたり個体数の年次変動。

から営巣成虫数の間で個体数の安定化がおこっていることがこの図においても確認される。

B. オオフタオビドロバチ

図2-18に岩倉地区における、4年間にわたる卵数、1令幼虫数、前蛹数、蛹数、および羽化成虫数の変動を、小生息場所当りの数で示した。真数でみたときの個体数の最大値と最小値の比は、卵数、1令幼虫数、前蛹数、蛹数、および羽化成虫数それぞれについて順に、2.24、2.30、1.89、2.00、および2.05倍であった。オオカバフよりは変動幅がやや大きいものの、個体数は比較的安定していたとみることができる。なお、利用可能な竹筒は、常時追加することによりどの小生息場所においても常に数十本が存在していたことから、営巣場所の不足は生じていなかった。

次に、個体数の変動性の大きさを成長段階ごとに比較するために、図2-19に各成長段階の個体数の4年間の平均値、およびその変動範囲を上下に標準偏差値で示した。この図からは、特に変動範囲が小さくなる成長段階は存在せず、個体数の安定化がおこっているという示唆は得られなかった。

2-3-3 個体数の変動要因および調節要因の解析

A. オオカバフスジドロバチ

図2-13および図2-14の個体数の世代別の年次変動の情報（1981年～1984年）から、個体数の変動主要因をMorris (1963)およびPodler & Rogers (1975)の方法で分析し、また各ステージについてKuno (1987)の方法により密度依存性の検出をおこなった。

羽化成虫数の年次間変動($I(t)$)を、第一世代および第二世代の羽化成虫定着率($P(t,1)$ および $P(t,2)$)、産卵率($F(t,1)$ および $F(t,2)$)、そして卵から成虫までの生存率($S(t,1)$ および $S(t,2)$)に分けて図2-20に示した。年次間変動(I)ともっとも同調して変動するのは、第二世代生存率($S(t,2)$)であることがわかる。このことは、上記の各構成要素

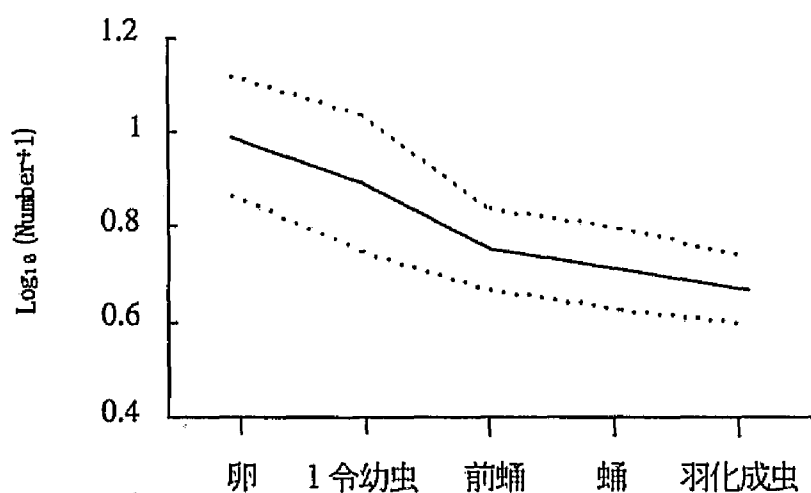


図2-19 岩倉地区におけるオオフタオビドロバチの小生息場所あたり個体数の世代内での変動パターン。各発育段階における4年間の変動の大きさを平均値（実線）±標準偏差（点線）であらわした。

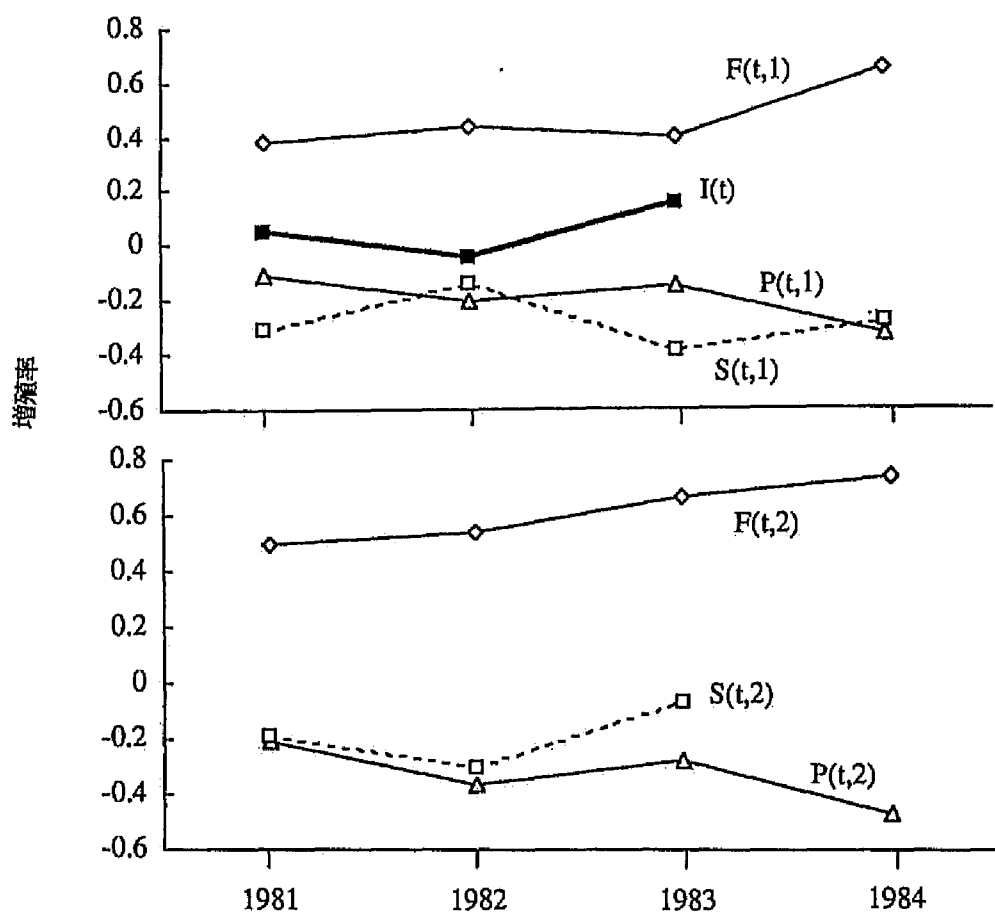


図2-20 オオカバフスジドロバチの変動主要因分析。年次間増殖率(I)を第一および第二世代の羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)に分割した。

と羽化成虫数の年次間変動の間の回帰関係をみた表2-3でも明らかで、年次間変動をもっとも強く規定していたのは第二世代生存率であった。第二世代産卵率も比較的大きな影響を与えていた。相関係数の有意性を調べたところ、6つの構成要素のうち有意な相関関係が認められたのは第二世代生存率のみであった ($p < 0.005$)。

次に各構成要素について、その初期密度に対する密度依存性を調べる。個体群の調節とは、密度が高いほど増殖率を低下させるような密度依存要因によってもたらされる個体数変動の安定化と定義される (Solomon, 1964)。調節過程の検出のためには、2通りの方法があり、その1つがここで述べる密度依存性の検出である。いま1つの方法はすでに2-3-2項で述べた、各ステージの個体数の年次変動幅を前のステージのそれと比較する方法である。この方法によれば、第一世代および第二世代の羽化成虫定着率 ($p(t, 1)$, $p(t, 2)$) が、個体数を安定化させるステージであった。

さて、表2-4に各ステージの増殖率、および年次間増殖率の密度依存性に関する結果を示した。Kuno (1987) にしたがって、横軸に初期密度の対数を、縦軸に各ステージの増殖率の対数をそれぞれとり回帰関係を調べた。回帰直線の傾き (b) が0であれば、増殖率は密度と無関係であり、0よりも小さければ密度依存過程が存在することになる。結果は、やはり第一世代および第二世代の羽化成虫定着率 ($p(t, 1)$, $p(t, 2)$) に密度依存性が認められ、このステージにおいて調節がおこなわれていることがここでも示唆された。一方、全体としての年次間増殖率は初期密度に対して、回帰係数が-1よりもかなり小さいという過度の密度依存性を示した。これは、第二世代生存率 ($s(t, 2)$) における過度の密度依存作用に起因するものであろう。表2-3にみられた年次間増殖率に対するこのステージの寄与の大きさからこのことは裏づけられる。この第二世代生存率の作用は、個体数の安定化に貢献もしないかわりに、個体群を大きく攪乱するほどの働きももっていなかった (表2-2)。

以上の解析で、まず個体数の年次変動を規定する変動主要因は第二世代生存率であり、そこでは過度の密度依存性が検出された。一方、個体数の安定化に寄与するステージは第一および第二世代の羽化成虫

定着率であった。

以上の結果は、各世代について年次変動性を検討したものであった。このため4年間の調査結果は、4つ（または3つ）という比較的小さなサンプルサイズで解析せざるを得なかった。統計的により確実な結果を得るため、以下では、Kuno (1987)の方法にしたがって、4年間8世代の個体数変動の情報を8世代の連続した変動としてとらえ、解析してみる。まず、変動主要因を抽出するために、図2-21に世代間増殖率およびその各構成要素の変動を示し、表2-5に回帰結果を示した。いずれも鮮明な結果が得られ、卵から成虫までの生存率が変動主要因としてもっとも重要であった。これは前に述べた年次間の解析結果とも符合する。次に、表2-6に世代間増殖率およびその各構成要素について、初期密度との回帰関係から密度依存性の有無を検討した。これは、各構成要素の密度依存性を、世代をこみにして解析したもので、表2-4の世代ごとの結果のうち第一世代と第二世代をまとめて表していることになる。産卵率(F)、および羽化成虫定着率(P)に密度依存性が認められ、全体としての世代間増殖率はほぼ完璧に調節されていた。

ここに述べた第二番目の解析法は、各ステージにおける増殖率が世代間で異ならないという前提に立っている。この前提が本研究においては部分的にしか成立しないことをこのあと述べるが、それにしても全体的な傾向をつかむ上で、この方法は有用であった。すなわち、卵から成虫にかけての生存率が変動主要因として重要であることを再確認するとともに、羽化成虫定着率に加えて産卵率もまた平均的に見た場合には密度依存的事であることが示されたのである。ここで表2-4にもどって、各ステージにおける増殖率の密度依存性が第一世代と第二世代でどう違っていたかをみると、羽化成虫定着率および産卵率は第一世代のほうが密度依存性が高かった。これは、第一世代成虫の羽化時期が集中していたために、移出や営巣放棄が密度の変化に対してより鋭敏におこったためと考えられる。一方、卵から成虫までの生存率における密度依存性は、第二世代のほうが圧倒的に高かった。この理由については次章において詳しく述べる。いずれにしても世代間で増殖様式（特に密度依存性の程度）が異なっていたことは事実であり、こ

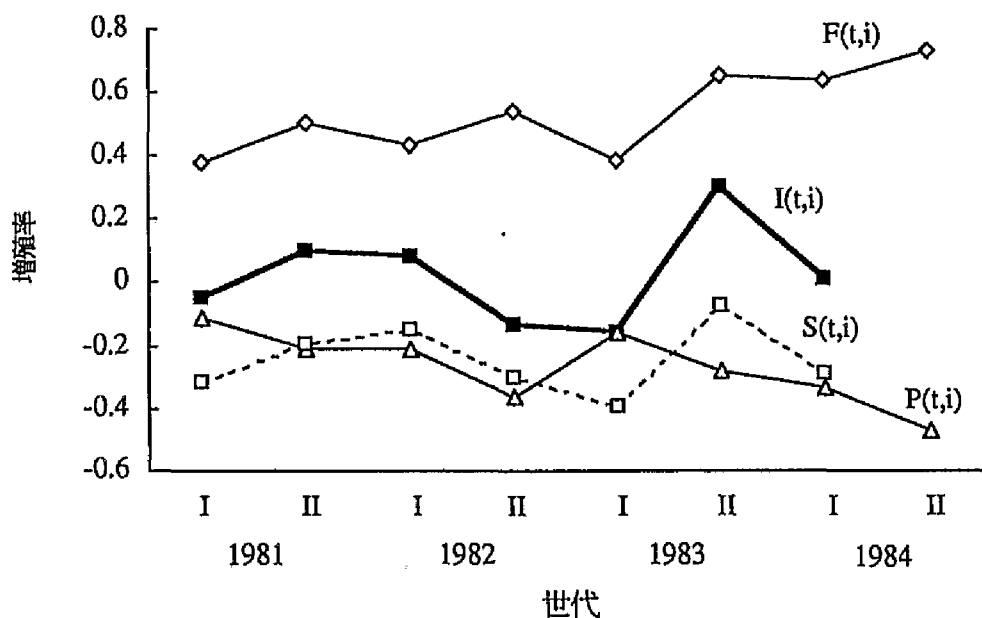


図2-21 オオカバフスジドロバチの Kuno (1987) の方法による変動主要因分析。各世代の羽化成虫数から次世代の羽化成虫数までの増殖率(I)を羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)に分割した。

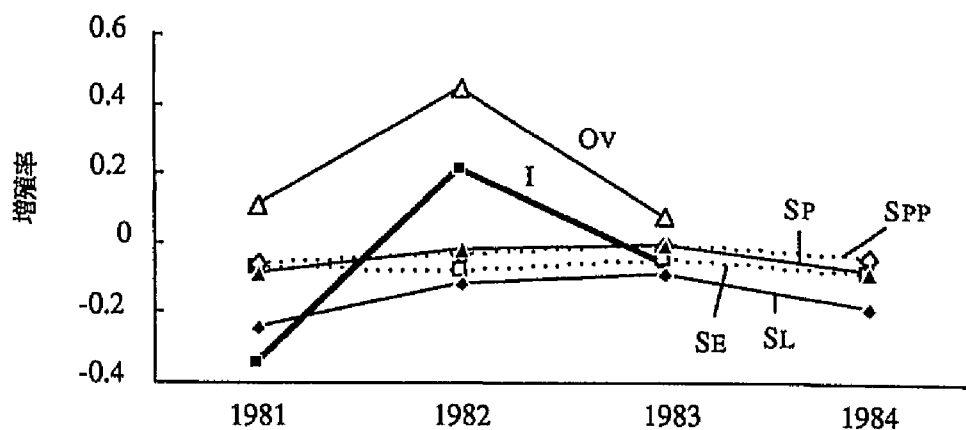


図2-22 オオフトオビドロバチの変動主要因分析。年次(世代)間増殖率(I)を各発育段階における生存率($S_E \sim S_P$)および羽化成虫から卵までの増殖率(O_v)に分割した。

表2-5 オオカバフスジドロバチ個体数の世代間変動を規定する要因の分析。世代間増殖率(I)を羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)に分割し、各要素とIとの回帰関係をみた。

	P(t,i)	F(t,i)	S(t,i)
回帰係数(b)	-0.08	0.42	0.67
相関係数(r)	0.14	0.58	0.94
プロット数	7	7	7
P	ns	ns	<0.005

表2-6 オオカバフスジドロバチ個体数の世代間増殖率(I)、羽化成虫定着率(P)、産卵率(F)、および卵から成虫までの生存率(S)の初期密度に対する密度依存性。

	I(t,i)	P(t,i)	F(t,i)	S(t,i)
回帰係数(b)	-1.02	-0.60	-0.93	-0.42
相関係数(r)	0.68	0.55	0.76	0.29
プロット数	7	8	8	7
P	<0.1	ns	<0.05	ns

表2-7 オオフタオビドロバチの年次間増殖率(I)、およびその各構成要素(卵期生存率 S_E 、幼虫期生存率 S_L 、前蛹期生存率 S_{PF} 、蛹期生存率 S_P 、および羽化成虫から卵までの増殖率 O_U)における初期密度に対する密度依存性。

	I(t)	$S_E(t)$	$S_L(t)$	$S_{PF}(t)$	$S_P(t)$	$O_U(t)$
回帰係数(b)	-1.58	0.06	-0.24	0.01	0.05	-1.13
相関係数(r)	0.99	0.46	0.54	0.07	0.16	0.85
プロット数	3	4	4	4	4	3
P	ns	ns	ns	ns	ns	ns

の解析法による結果の解釈にあたってはこのことに充分留意する必要がある。

以上の結果を総合すると、オオカバフ个体群の変動性は成長段階における生存率によって大きく規定されること、およびその個体数調節は、羽化成虫の定着過程と営巣成虫の産卵過程において達成されることがそれぞれ明らかとなった。この調節過程の具体的な内容については次章以下で詳細に述べるが、各小生息場所に対して空間的に密度依存的な攻撃をおこなう寄生者を避けるための、ハチ成虫の移動分散によるものと考えられた。

B. オオフタオビドロバチ

卵数の年次間（世代間）変動（ $I(t)$ ）を、各成長段階での生存率（ $S_E \sim S_P$ ）および羽化成虫から卵までの増殖率（ 0_v ）に分けて図2-22に示した。年次間変動ともっとも同調して変動するのは、 0_v であることがわかる。 I と 0_v の一次回帰直線の傾き（ b ）は0.61、相関係数（ r ）は0.82であった。

次に各構成要素について、その初期密度に対する密度依存性を調べたものを表2-7に示した。年次間増殖率には密度依存的な傾向がみられ、なんらかの密度調節機構の存在が示唆される。また各構成要素のうち唯一密度依存性が検出されたのは羽化成虫期から卵期までの過程であった。

この結果より、個体数の変動主要因および調節要因ともに羽化成虫期から卵期までの過程において検出された。すなわち、成虫の小生息場所選択、あるいは産卵過程においてなんらかの具体的な調節のメカニズムが存在するものと考えられる。次節で詳しく述べるが、ある時点におけるオオフタオビの小生息場所当り営巣個体数は常に1～2個体であり、その空間分布は互いにその存在を避けあう一様分布を示した。すなわち、産卵場所選択の段階でオオフタオビは他個体が営巣している場所を避けるため、各小生息場所における累積産卵数が制限され、図2-19に示されたように $10^{0.9}$ (8)～ $10^{1.2}$ (16)卵程度しか1小生息場所当りに産卵されないものと思われた。

2-3-4 個体数の空間分布の経時的変動

本小節においては、各種カリバチ類の空間分布様式が各ステージの間でどのように変化するかをみることにより、空間分布がより一様になる時期をつきとめる。前小節までで示してきた個体数の経時的な安定化機構と、空間的な安定化の機構との関連を示すことがここでの目的である。なお、個体数の空間的な安定化、および攪乱が具体的にどのような要因によって引き起こされているかの解析は次章でおこない、また各種ハチ類における空間分布の集中性（あるいは一様性）の程度を決めている近接要因および究極要因については第4章で分析する。

A. オオカバフスジドロバチ

まず、各世代について小生息場所当りの羽化個体数、1日当り営巣個体数、および産卵数の空間分布を Iwao (1968) および Iwao & Kuno (1971) の提案した平均値 (m) - 平均こみあい度 (\bar{m}) 関係から解析する。図 2-23 は、上記の3つのパラメータにおける m - \bar{m} 関係を示したものである。この結果は経年調査地点5ヶ所のデータによっている。回帰直線の y 切片 α 、および傾き β はそれぞれ、空間分布しているグループ当り個体数 ($\alpha=0$ で個体単位)、および空間分布様式 ($\beta=1$ でランダム、 >1 で集中、 <1 で一様) を示している。羽化個体数では、 $\alpha=-0.31 \pm 1.69$ (95%CL)、 $\beta=1.20 \pm 0.39$ 、1日当り営巣個体数では、 $\alpha=-0.84 \pm 1.12$ 、 $\beta=1.26 \pm 0.42$ 、産卵数では、 $\alpha=0.44 \pm 4.53$ 、 $\beta=1.18 \pm 0.64$ であった。いずれにおいても α は0と有意な差がなく、また β は1と有意差がなかったことから、すべて一応、個体単位のランダム分布をしているものと考えられた。ただし後でも述べるが、この5調査地点は1ヶ所を除いてすべてオオカバフの小生息場所として餌資源の豊富さなどの点において好適な条件を満たしていたので、以上の結果は「好適な小生息場所の間でのオオカバフの空間分布はランダムであった」と言い換えることができる。

上記のデータから \bar{m}/m の値を各世代について計算し、その平均値±標

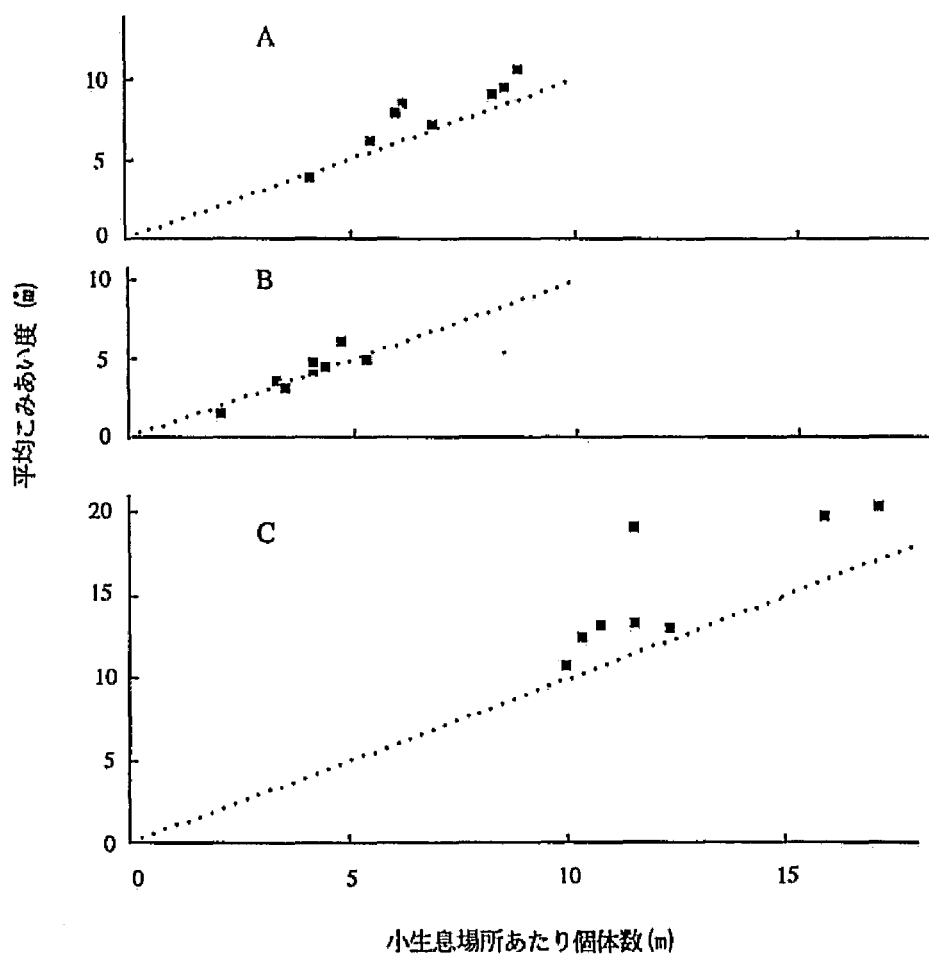


図2-23 オオカバフスジドロバチ個体数の空間分布パターン。各点は世代ごとのデータをあらわす。A: 羽化成虫数 ($\alpha=-0.31$, $\beta=1.20$) B: 一日あたり営巣個体数 ($\alpha=-0.85$, $\beta=1.26$) C: 産卵数 ($\alpha=0.44$, $\beta=1.18$)。

準偏差を比較すると、羽化個体数、1日当り営巣個体数、および産卵数においてそれぞれ、 1.15 ± 0.13 、 1.02 ± 0.15 、 1.22 ± 0.17 であった。このことから、羽化成虫数から営巣成虫数にかけて、および産卵数から羽化成虫数にかけて空間分布が若干一様化していることがうかがわれる。

次に、営巣個体数の空間分布パターンを、調査したすべての小生息場所についてまとめた情報として図2-24に示した。各年次における α と β は表2-8に示してある。ここでの調査地点数は、各年次に定期調査をおこなった地点のうち一度でもオオカバフの営巣が見られた場所をすべて含んでおり、本種の空間分布の実態を表していると考えてよい。まず、どの年次においても α の95%信頼区間内には0が含まれており、空間分布の単位は個体であるといつてよい。また β はいずれの年次においても有意に1より大きく、集中分布をしていることが判明した。

B. オオフタオビドロバチ

表2-9に、各発育段階における空間的な分布集中度 (\hat{m}/m) を各年次ごとに示した。対象とした調査地点は、その年次に1回以上オオフタオビの営巣が見られた場所である。結果は、どの発育段階においても空間分布が集中的であることがまずみてとれる。一方、卵期から羽化成虫期にかけての集中度の変化は、1982年に横ばいであった以外はすべて集中度が強くなっていた。このことは、この段階で個体数が攪乱され、羽化成虫数から産卵数にかけての段階で空間的な安定化が起きていることを示唆している。

この安定化がどの時期に起こるかをより詳しくみるために、小生息場所あたり営巣個体数の空間分布を図2-25に示した。これは、1982年にオオフタオビの営巣が1回以上みられた7ヶ所の小生息場所について、各調査日における営巣個体数の空間分布状態を調べた結果にもとづいている。 α は -0.18 ± 0.16 (95%CL)、 β は 1.00 ± 0.22 であり、完全一様分布に近かった。実際、営巣個体数は最大でも2個体であったことから、オオカバフとは異なり、オオフタオビでは他個体が営巣している小生息場所を避ける傾向があるものと考えられる。産卵数の空間分布が羽

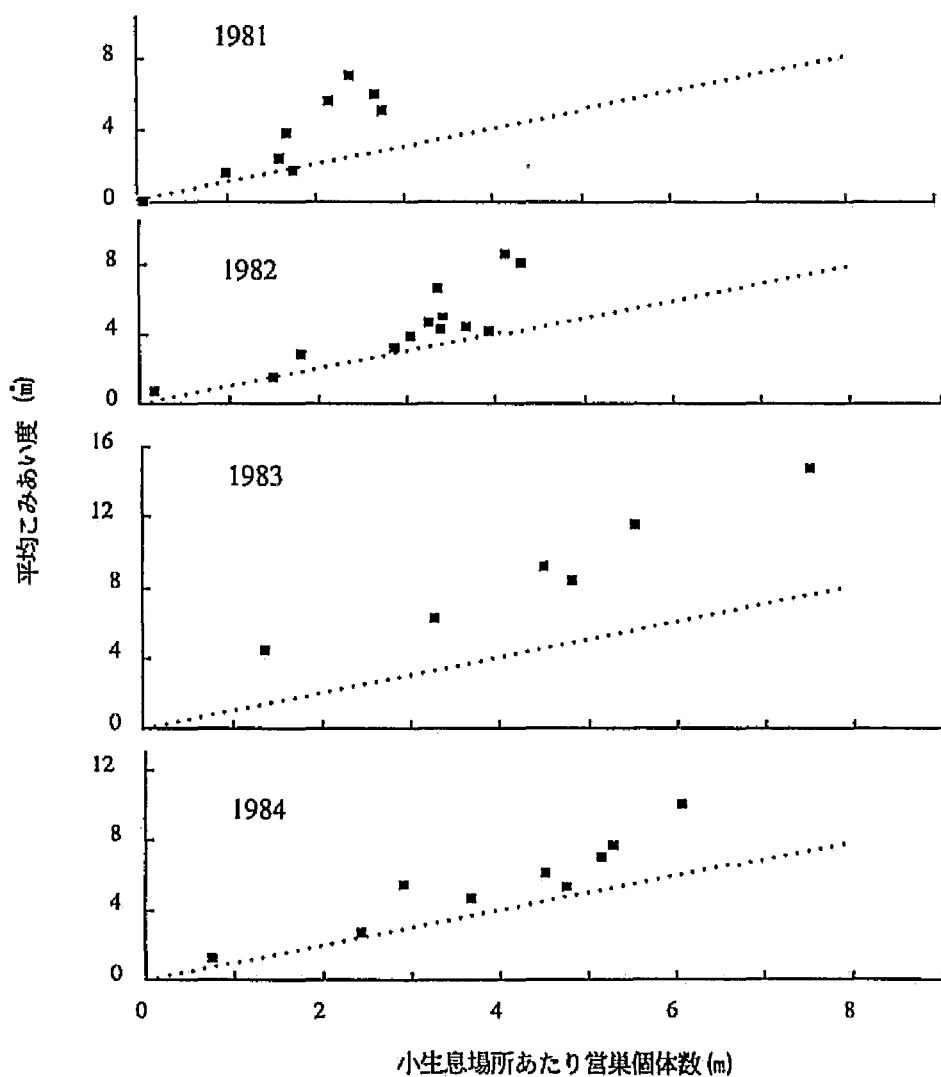


図2-24 オオカバフスジドロバチ営巣個体数の空間分布パターン。各点は調査日ごとのデータをあらわす。本文参照。

表2-8 オオカバフスジドロバチの小生息場所あたり平均営巣個体数 (m) と平均こみあい度 (\bar{m}) との回帰直線のy切片 α と傾き β (平均 $\pm 95\%$ 信頼限界)。

年次	α	β	調査地点数	調査回数
1981	-0.74 ± 2.40	2.46 ± 1.14	13	9
1982	-0.56 ± 2.57	1.64 ± 0.63	16	13
1983	0.49 ± 2.11	1.94 ± 0.37	31	7
1984	-0.29 ± 1.95	1.46 ± 0.41	13	9

表2-9 オオフタオビドロバチの各発育段階における空間分布集中度 (\bar{m}/m) の比較。

年次	調査 地点数	地点あたり 平均卵数	分布集中度				
			卵	1令幼虫	前蛹	蛹	羽化成虫
1981	16	16.6	1.39	1.39	1.67	1.65	1.80
1982	7	7.4	2.15	2.22	1.76	1.78	1.82
1983	22	8.4	1.58	1.75	1.82	1.92	1.94
1984	10	10.6	1.80	2.05	2.76	3.14	3.01

表2-10 各種カリバチ類の各発育段階における空間分布集中度 (\bar{m}/m) の比較 (1983年)。

種名	調査 地点数	地点あたり 平均卵数	分布集中度			
			卵	1令幼虫	前蛹	蛹
チビドロバチ	6	57.3	2.72	1.71	1.63	1.33
ジガバチ科 [*] spp.	28	27.3	1.90	1.86	1.54	1.54
ヤブハシドロバチ	9	15.3	2.19	2.28	2.87	2.87
フタスズバチ	10	9.5	2.66	2.69	2.93	2.93

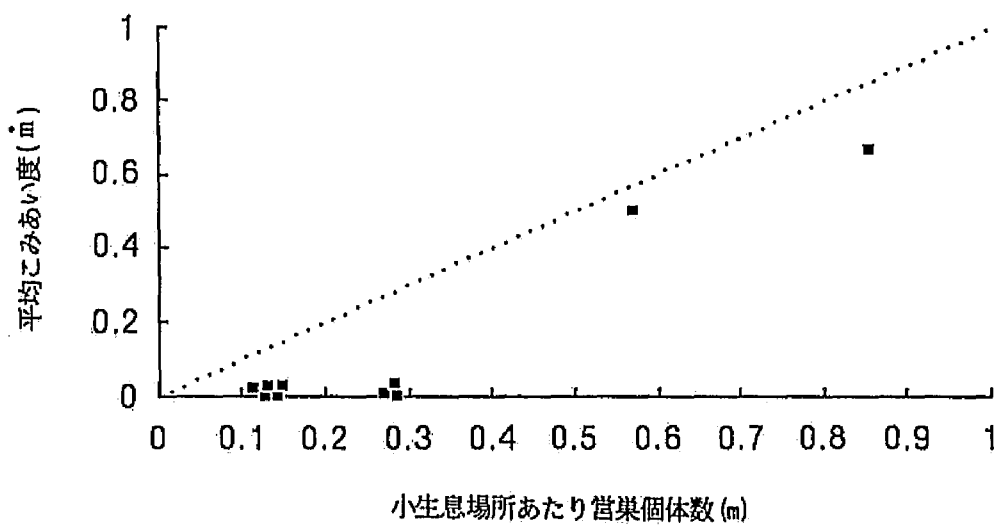


図2-25 オオフトオビドロバチ営巣個体数の空間分布パターン (1982年)。各点は調査日ごとのデータをあらわす。本文参照。

化成虫数に対してより安定していたのも、この営巣個体数の一様化によるものであろう。

C. その他の竹筒営巣性カリバチ類

表2-10にオオカバフ、オオフタオビ以外の主な竹筒営巣性カリバチ類の各発育段階における空間分布集中度の比較をおこなった。ここでとりあげた4種は1983年の調査において6ヶ所以上で営巣の確認された種である。表中の上から順に1小生息場所当りの産卵数の多い順に並べた。全体的に分布は集中的であった。卵期から羽化成虫期にかけての集中度の変化については、営巣密度の高いチビドロバチやジガバチモドキ類は集中度が減少し、この時期に個体数の空間的な安定化がおこっていた。これに対し、営巣密度の比較的低いヤマトハムシドロバチ *Symmorphus decens* やフタスジスズバチでは集中度が増大しており、この時期に個体数の空間的な攪乱がおこっていた。すでに述べたオオフタオビの場合は調査地点あたり平均卵数は7~17で卵期から羽化成虫期には攪乱が、オオカバフの場合は平均卵数が、10~17で卵期から羽化成虫期には若干の安定化が認められた。

2-3-5 小生息場所間の移動分散

図2-26および2-27に1981年におけるオオカバフおよびオオフタオビの雌成虫の標識、再捕獲状況をそれぞれ示した。再捕率はオオフタオビよりもオオカバフのほうが高いこと、およびオオフタオビの場合、再捕獲場所は前回と同一である場合が多いことがわかる。オオカバフの場合には、調査地域内の異なる小生息場所において再捕獲される場合もしばしば認められた。これらのことから、オオカバフは同一小生息場所で継続して次の巣を設けることが多く、移動する場合でも、その移動範囲は調査地域内の比較的狭いものであることがわかる。一方、オオフタオビは同一小生息場所への定着性が低く、しかも移動する場合には調査地域外へ比較的遠距離の移動をおこなっていることが示唆される。

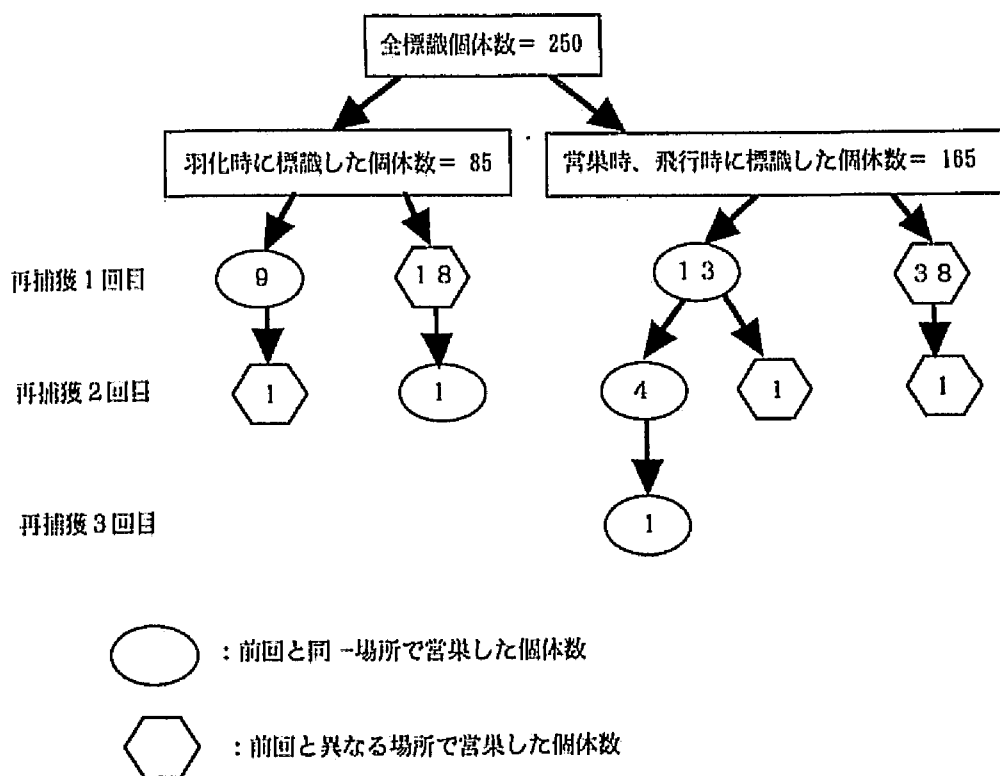


図2-26 オオカバフスジドロバチ雌成虫の標識、再捕獲の状況 (1981年). () 内は個体数をあらわす。

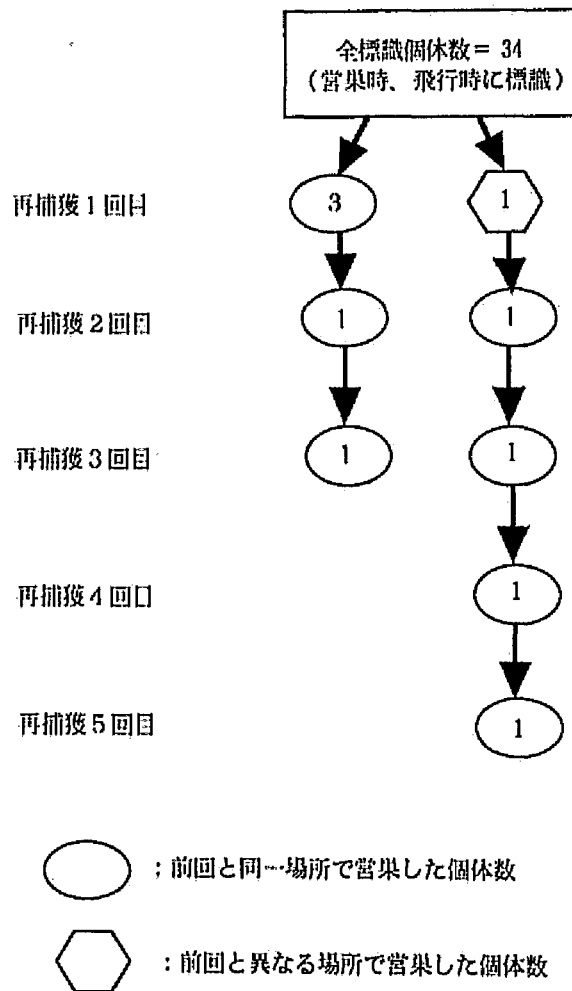


図2-27 オオフトオビドロバチ雌成虫の標識、再捕獲の状況(1981年). ()内は個体数をあらわす。

以下、特にオオカバフについてその移動、定着の実態について述べる。表2-11は、1982年の6月から10月にかけて継続的にオオカバフの行動観察をおこなったst.71において、オオカバフ成虫の移出、定着の状況を調べた結果である。第1、第2世代ともに羽化後、もしくは営巣後、次の営巣も同一小生息場所（st.71）でおこなう確率は50～60%ときわめて高かった。図2-28および2-29は、この点について1981年の各小生息場所における定着率を営巣個体数の多いものから順に並べて示したものである。羽化後、および営巣後の定着率についてそれぞれ示した図2-28および2-29ともに同様の傾向が認められる。すなわち、羽化および営巣個体数の多い小生息場所ほど定着率が高かった。この結果は一見すると移動分散が、空間的なハチの個体群密度に対して密度逆依存性的におこったようにみえる。しかし、営巣個体数の多い小生息場所と少ない小生息場所はその質においてまったく異なっていることをここで注意しておかねばならない。営巣個体数の少ない小生息場所は、後で第4章において示すように周囲に餌昆虫が少ない条件の悪い場所であった。そのような場所では定着率が低く、営巣個体数の比較的多い小生息場所では定着率が高いとみるべきである。

以上の結果からオオカバフ個体群の空間的な構造は、餌条件のよい小生息場所が常に多数の営巣個体を擁し、そこから移出した個体が散発的に餌条件の悪い小生息場所で営巣をおこなうことによって成り立っているとみることができる。このことをより明らかに示したのが図2-30および2-31である。羽化個体が第1回目の営巣をおこなうまで、および営巣個体が次の営巣をおこなうまでの移動経路と定着率を示した図2-30および図2-31いずれにおいても、羽化、営巣個体数の多い小生息場所では定着率が高くなっていた。

最後に図2-32は、オオカバフの移動距離についてその頻度分布を示したものである。比較的、近距離の移動が多いことがわかる。

2-4 論議

表2-11 オオカバフスジドロバチの移出、および定着個体の割合 (1982年、st. 71)。

	羽化後		前回の営巣後	
	移出	定着して営巣	移出	定着して営巣
第一世代	16	21	14	16
第二世代	10	11	4	6

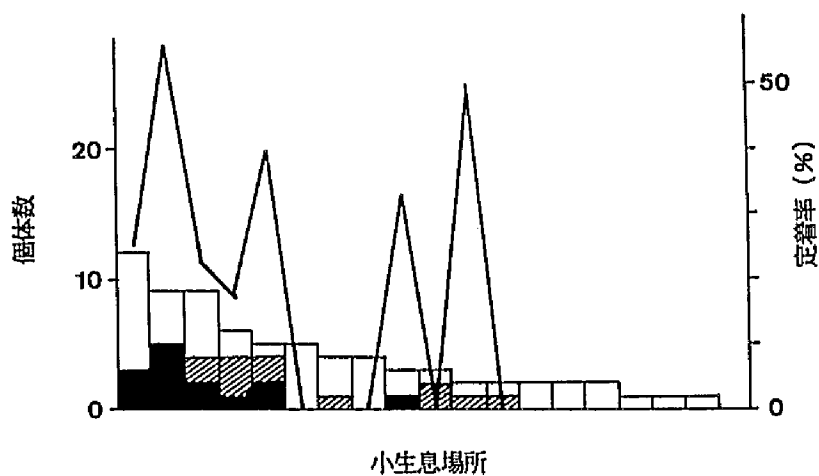


図2-28 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における羽化雌成虫のうち、最初の営巣を羽化小生息場所でおこなったもの(■)、他の小生息場所でおこなったもの(▨)、および再捕獲されなかったもの(□)の数。羽化小生息場所への定着率(■/(■+▨+□))を折れ線で示した。1981年のデータによる。

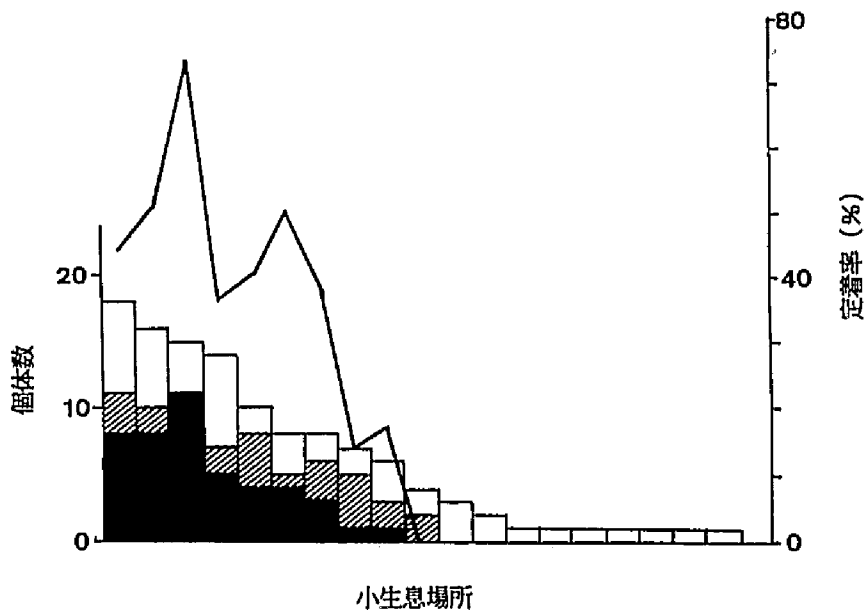


図2-29 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における営巣雌成虫のうち、次の営巣も同一小生息場所でおこなったもの(■)、他の小生息場所でおこなったもの(▨)、および再捕獲されなかったもの(□)の数。同一小生息場所への定着率(■/(■+▨+□))を折れ線で示した。1981年のデータによる。

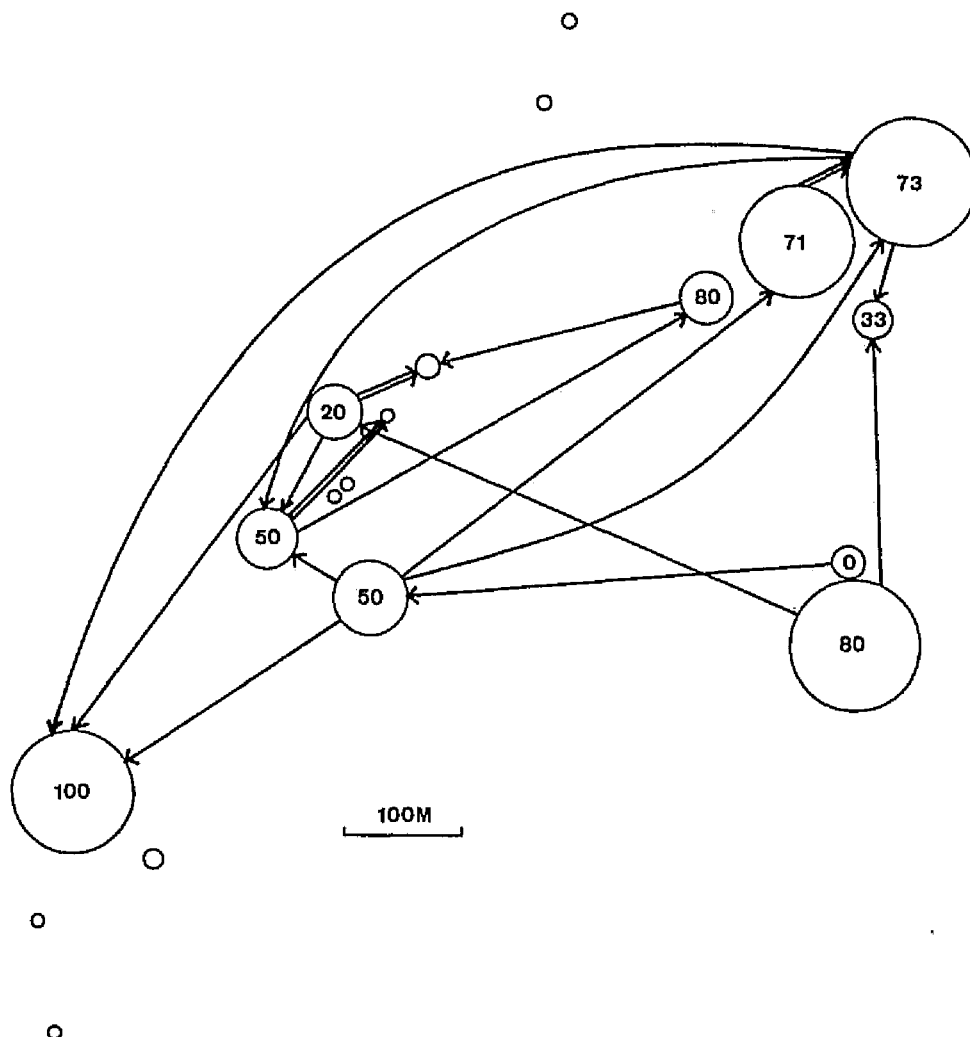


図2-31 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における営巣後の雌成虫の移動分散を示す模式図。円のサイズ：各小生息場所の累積営巣雌成虫数に比例、円内の数字：営巣雌成虫が次の営巣も同一小生息場所でおこなったパーセント数（同一小生息場所での営巣個体数／（同一小生息場所での営巣個体数＋異なる小生息場所での営巣個体数））、矢印：移動の方向と個体数（実線が1個体、二重線が2個体の移動をそれぞれあらわす）。1981年のデータによる。

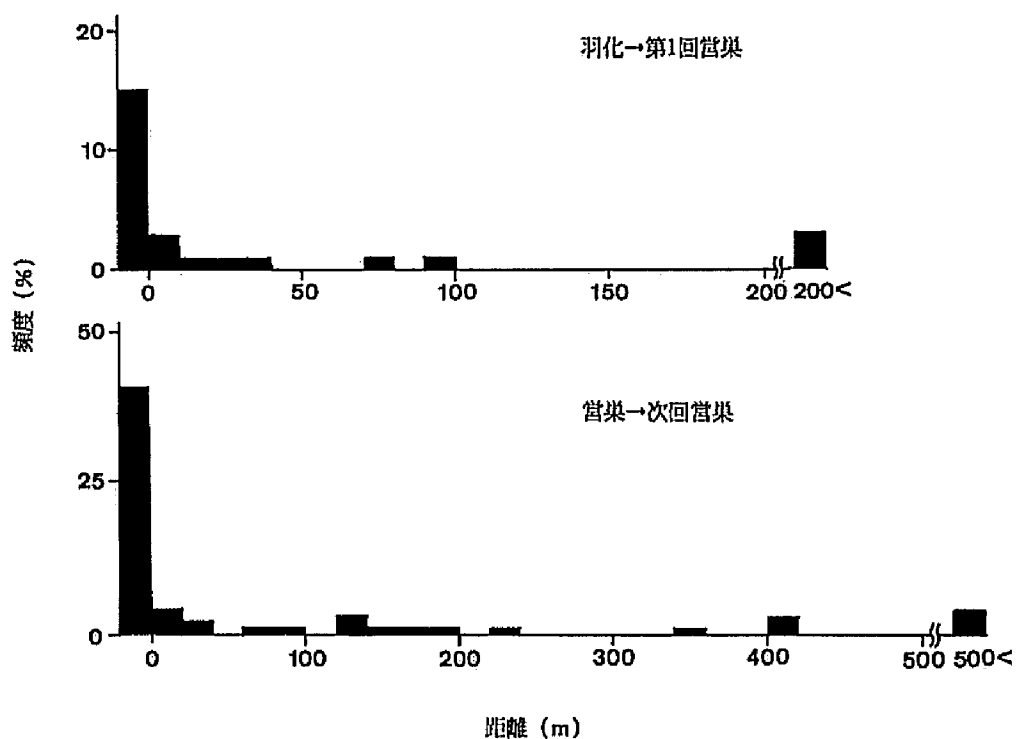


図2-32 オオカバフスジドロバチ雌成虫の移動距離の頻度分布。上が羽化した小生息場所から最初の営巣をおこなった小生息場所までの距離、下がひき続く2回の営巣場所間の距離を示す。

具体的な論議の前に、まず個体群動態に関する用語の定義をおこなっておく。Kuno (1987)やMurdoch & Walde (1989)が指摘するように、生態学者の間でたとえば「個体数調節(regulation of populations)」などの用語の使用において少なからぬ混乱が生じているからである。Solomon (1976)は調節(regulation)を「密度依存過程を通じた負のフィードバック作用による個体群密度の安定化」と定義した。また、Murdoch & Walde (1989)は、「個体数が絶滅することなくある限界内で変動しながら長期にわたって存続している状態」とした。本研究ではこれらの定義に従い、安定化(stabilization)も同様の意味で用いる。これらによれば、長期にわたって存続している個体群は必ず調節されていることになり、いわゆる非平衡学派に属するDen Boer (1987)も「環境の異質性や非同時性が個体群の絶滅の危険を分散させ、これらが、密度依存過程の代わりに個体群の安定化をもたらしている」と言明することにより、個体数の調節の存在を認めている(Murdoch & Walde, 1989)。

次に個体数調節と密度依存過程との関係について述べる。Murdoch & Walde (1989)は、主に理論的な研究において従来使われてきた密度依存性の定義を採用している。すなわち、「単位時間当りの個体数増加率が、現在もしくは過去の個体群密度に依存していること」とした。この定義に従えば、密度依存過程の働く頻度やその強さは異なるにせよ、すべての調節されている個体群に対しては必ず何らかの密度依存作用が働いていることは論理的に明白な事実である(Royama, 1977; Murdoch & Walde, 1989)。密度依存過程を全面的に否定する非調節学派はこの点において誤っているといわざるをえない。ただし、個々の密度依存過程がすべて個体群の調節にかかわっているかどうかは全く別の問題であり、この調節にかかわる要因の検出こそが個体群動態研究の上でもっとも重要であり、かつもっとも困難な課題である。Murdoch & Walde (1989)の定義による密度依存過程は、「数学的に厳密な意味において個体数の平衡点(an equilibrium)の存在は意味するが、個体数の安定、および調節は必ずしも意味しない」。

この調節要因の検出に当たっては、実際の個体群過程の様々なバラ

メータを組み込むことによりモデルを作成し、そのモデルのどの部分が野外や実験室内における系の存続を予測するかによって各要因の調節要因としての重要性を判定するという方法が最善なものである (Varley, Gradwell & Hassell, 1973; Hassell, 1980; Murdoch & Walde, 1989など)。これとは別に Kuno (1987) は、便法として個体数変動のデータから、ある要因が変動主要因であり、密度依存性が認められ、しかもそれによって個体数の変動幅が抑えられていれば、その要因が個体数の調節要因である可能性が高いことを示唆した。ここで明らかなのは、たとえば寄生者によって寄主個体群が低密度に抑制 (suppression) あるいは制御 (control) されていたとしても、それは寄生者が条件付け過程 (conditioning process) として働いたことを意味するだけであり、そのことだけから寄生者が寄主個体群の調節要因であるとは結論づけられないということである。

本章では、Kuno (1987) にしたがって、ドロバチ類の個体数の変動主要因と安定化の過程について解析した結果以下のことが明らかになった。まず、個体数の世代間変動の解析によって、オオカバフでは第2世代の発育段階における生存率が、変動主要因であり、羽化成虫の定着過程、および営巣成虫の産卵過程において個体数の安定化が認められた。第2世代発育段階における生存率には過度の密度依存性がみられ、安定化要因とはなっていなかった。一方、オオフタオビでは成虫羽化から産卵までのステージが変動主要因であり、しかもそこで安定化が達成されていた。次に、個体数の空間的な安定化、すなわち空間分布の一様化がおこるステージは、オオカバフでは羽化成虫の定着過程、および発育段階の死亡過程であった。オオフタオビおよびその他の4種のカリバチでは、1小生息場所あたり営巣密度の高い2種 (チビドロバチおよびジガバチモドキ属の1種) では発育段階の死亡過程によって、また密度のより低い3種 (オオフタオビ、フタスジスズバチ、およびヤマトハムシドロバチ) では成虫期の営巣場所選択過程によって、それぞれ空間的な安定化がもたらされていた。

このように、現象的にはオオカバフ、オオフタオビともに個体数の調節は成虫期に主におこっていることが明らかとなった。成虫期にお

この密度依存的な過程としては、資源をめぐる種内および種間競争に起因する産卵数の減少、および密度依存的分散とそれに伴う死亡などが考えられる。しかし、本研究においては後でのべるように資源をめぐる競争はオオカバフにおいて古巣の再利用をめぐる種内競争が若干認められただけで、それ以外の、たとえば餌をめぐる競争関係などは一切検出されなかった。このことから、成虫期の密度依存作用は、小生息場所への過度の集中分布を防ぐための移動分散によりおこっていることが示唆される。しかし、このような雌成虫の移動分散行動を促している究極要因を明らかにしない限り、何が個体数調節の上でもっとも重要であるかということは正しく理解できない。

従来の個体群動態研究を大きくみると、その個体数変動の主要因、および密度依存要因は成虫期に検出される場合が多いことが明らかにされている(巖, 1980; Podlar & Rogers, 1975; Stiling, 1988; Price *et al.*, 1990など)。この事実から巖 (1980)やPrice *et al.* (1990)は、成虫期の資源をめぐる種内関係により、密度依存的な移動分散がおこり、これによって個体数の安定化がもたらされている場合が多いことを予測している。Nakamura & Ohgushi (1981)は、植食性のヤマトアザミテントウにおいてまさにこのようなメカニズムが実現していることを示唆した。またOhgushi & Sawada (1985)は同種において、移動以外に密度依存的な産卵抑制がおこり、これにより個体数調節がおこなわれていることを厳密な野外個体群調査と野外実験により示した。このような例はいずれも資源をめぐる種内関係によって個体数調節がおこった場合である。

では、本研究のように資源をめぐる競争がオオカバフの古巣の再利用をめぐる種内競争以外には認められなかった場合では、どのような要因が密度依存的な移動分散を引き起こしたのであろうか。なおオオカバフの古巣については、たしかに古巣はより好適な営巣場所ではあるが、それが得られなかったとしても次善の策として同じ小生息場所内に新たに巣を築造すれば必ずしも移出する必要はないことを考慮すれば、密度依存的分散を説明する究極要因としては副次的なものであるといわざるをえない。

そこで、種内競争以外に小生息場所の好適度を密度依存的に低下させる要因として、捕食寄生者の存在が浮かび上がってくる。寄生者ごとの寄生率の空間的な密度依存性については次章で詳しく述べるが、基本的には本章で検討した発育段階別の空間分布の変化の解析結果にみられたように、小生息場所あたりの営巣密度が高い3種（オオカバフ、チビドロバチ、およびジガバチモドキ属の1種）については発育段階における死亡率の空間的な密度依存性が検出されたが、それ以外の3種（オオフタオビ、フタスジスズバチ、およびスミスハムシドロバチ）においては顕著な密度依存性が認められなかった。しかし、このことは、Ohgushi & Sawada (1985)のヤマトアザミテントウ Henosepilachna niponica において食草の食いつくしが認められなかったにもかかわらず、密度依存的分散がおこっていたのと全く同様の原理で説明が可能であろう。すなわち、ハチが寄生者の空間的な密度依存的攻撃を避けるべく適切な移動行動をおこなった結果として寄生率の密度依存性が認められなかったという可能性が示唆される。実際、高密度で営巣する3種については明かな密度依存性が認められたこと、またこれらを攻撃していた主な捕食者および捕食寄生者は低密度営巣をおこなう3種と共通していたことから、潜在的には捕食者（捕食寄生者）が空間的に密度依存作用を持つことは明らかであろう。これを避けるための方策としてオオフタオビを含む低密度営巣をおこなう3種のハチは、成虫期に頻繁な移動分散をおこなっていた。低密度営巣はこの高い移動分散性の結果とも解釈できる。たとえば、オオフタオビでは一つの小生息場所において同時に複数個体が営巣している場合は非常にまれであった（後述）。一方、オオカバフについても成虫期における個体数の時間的、空間的な安定化は、寄生圧を避けるための移動分散行動によってもたらされていたものと思われる。終局的には移動の際のエネルギーの消耗や死亡がおこることにより、全個体群としての個体数の調節が達成されていたのであろう。

このような、空間的に密度依存性をもった捕食、寄生圧を避けるための移動分散が個体数調節の上で大きな役割を果たしているという仮説は本研究によって初めて提出されたものである。では、このような

考え方を導入することによって従来の動物個体群動態に関する諸研究について、どのような示唆がもたらされるであろうか。以下では、まず寄生者の密度依存作用と寄主の個体群動態との関連についての従来の論争について述べ、次に上記の観点を導入することによりどのような解釈が可能となるかについて論ずる。

寄生圧の時間的、空間的な密度依存作用の実態については近年特に多くの野外個体群に関する研究がなされている。それらのデータに関する再解析、再検討、および理論的な考察などにより、Dempster (1983)、Strong (1986)、Stiling (1987)、およびWalde & Murdoch (1988)らは、自然界における寄生者の密度依存作用の普遍性を否定した。Hassell (1985)、May (1986)、Hassell (1987)、Hassell, Southwood & Reader (1987)、May & Hassell (1989)、Brown (1989)、およびHassell, Latto & May (1989)らはこれに対し、様々な確率的に働くノイズや空間的な異質性などの影響により従来の解析法では時間的な密度依存性は検出されにくいこと (Hassell, 1985, 1987; May, 1986)、調査期間が長期間にわたる研究ほど時間的な密度依存性の検出率が增大していること (Hassell, Latto & May, 1989)、および時間的な密度依存性が見出されなかった野外データにおいても空間的な密度依存性のみによって個体群は安定平衡を保っていたこと (Hassell, Southwood & Reader, 1987)などの証拠をあげて反論した。しかしこれに対しても、Dempster & Pollard (1986)、Mountford (1988)、Murdoch & Stewart-Oaten (1989)、Strong (1989)、およびStewart-Oaten & Murdoch (1990)によって、時間的な密度依存性なしに空間的な密度依存性だけで個体数の安定平衡を得ることはできないことが明確に示されている。いずれにしてもこれらの論争は自然界における寄生者の密度依存作用の有無に関するものであり、その結論は密度依存的なものもあるし、そうでないものもあるというような曖昧なものであった。

このような事情は、生物的防除の著名ないくつかの例についても同様である。従来は、寄生者による空間的な密度依存作用こそが生物的防除の成功と寄主個体群の低密度安定化をもたらしたものと、主に理論的な考察に基づいて考えられてきた (Hassell & May, 1973; Has-

sell & May, 1974; Hassell, 1978; Beddington, Free & Lawton, 1978; May & Hassell, 1981; Heads & Lawton, 1983; Hassell & Waage, 1984)。しかし、カリフォルニア大学サンタバーバラ校のMurdoch一派によって最近おこなわれつつある精力的な一連の野外研究によれば、寄生者の人為的な導入によって密度が極めて低いレベルに抑制されているアカマルカイガラムシ (California red scale, *Aonidiella aurantii*)、およびオリーブマルカイガラムシ (Olive scale, *Parlatoria oleae*) 個体群においては、寄生者の空間的な密度依存性はまったく認められず、後者では個体群の安定平衡自体が達成されていなかった (Murdoch *et al.*, 1984; Reeve & Murdoch, 1985, 1986)。Murdoch,

Chesson & Chesson (1985) は、これらの2例を含む有名な9つの生物防除の成功例を再検討し、そのうち1例 (アカマルカイガラムシ) を除いては寄主個体群の安定平衡が認められなかったことを示し、また寄主個体群は部分的な絶滅を繰り返しながら低密度に抑えられていることを示唆した。以上のように、生物防除の成功例においては、寄主個体群の低密度状態での存続を可能にしている要因は寄生者の作用以外には考えられないにもかかわらず、寄生率の密度依存性は認められない場合が多かった。このことは何を意味するのであろうか。

Murdoch, Chesson & Chesson (1985) および Murdoch & Walde (1989) はこれらの個体群においては、寄主の密度が少しでも高くなった部分個体群に対して、雌伏して待っていた (彼らの用語では *lying-in-wait strategy*) 広食性寄生 (捕食) 者や、きわめて探索能力が高く寄主の部分個体群を壊滅させる (*search-and-destroy strategy*) 狭食性寄生 (捕食) 者による徹底的な攻撃がおこることにより、非平衡状態での個体数抑制が達成されていることを示唆した。

以上に述べてきたような、従来の諸研究における寄生者の密度依存性の有無に関する曖昧さは、本研究においても認められた。すなわち、すでに述べたように、寄主であるドロバチの種によって寄生率の密度依存性が検出される場合もそうでない場合も存在した。たしかにこの場合においても密度依存性が検出されなかった理由として、Hassellらの言うような調査期間が短かったことや、統計的な密度依存性の検

出力の限界などがあげられるのかもしれない。しかし、このようなケースバイケースの説明では、Stiling (1987)やWalde & Murdoch (1988)のあげた寄生圧における密度依存性検出例のあまりの少なさは理解できない。

Hassell (1982)やRosenheim(1990)は、寄生者の攻撃様式の空間的集中性に関する諸研究を総覧し、ほとんどの例において（寄生率に密度依存性が認められない場合を含めて）寄生者の攻撃は寄主の多いパッチに集中することを認めている。また、このような寄生者の寄主密度に対する空間的な集合反応は、寄生者にとって最適採餌戦略であることもすでに理論的に示されている(Cook & Hubbard, 1977; Hubbard & Cook, 1978; Comins & Hassell, 1979)。これらのことは、潜在的には寄生者が密度依存的な攻撃能力をもっている、それを実現させないような何らかの対抗戦略（たとえば、密度依存的分散）を寄主がとっている場合には表面的な寄生率の密度依存性は達成されないこと、またそのような例がかなり普遍的に存在する可能性を示唆している。

特に本研究の場合では、捕食者および捕食寄生者群集をほぼ共有する6種のカリバチ類において、その空間的な寄生率の密度依存性が、高密度営巣種においては認められ、小生息場所当りの営巣個体数が常に1~2個体程度の低密度営巣種では認められなかった。このことから、後者が寄生圧の密度依存性を回避するために密度依存的な分散をおこなっており、それが個体群の調節につながっていることが強く示唆される。もし、このような現象が自然界において普遍的に生じているとすれば、資源をめぐる競争を避けるための移動分散とともに、寄生圧を避けるための移動分散は、これからの個体群動態の解析において充分留意して解析すべき要因といえるだろう。

以上のように本研究においては、個々の部分個体群(subpopulation)の集合体としての集合個体群(Murdoch & Walde (1989)における'ensemble')の動態を解析することにより、ドロバチ6種の個体数安定化は空間的に密度依存的に働く捕食者および捕食寄生者によって、あるいはそれを回避するための密度依存的な移動分散によって達成されていることを示してきた。しかし、個々の部分個体群のサイズは小

さく、もし、1つの部分個体群が他の部分個体群から離れて分布している場合にはしばしば絶滅が起こる可能性が高い。実際、いくつかの小生息場所では、オオカバフの部分個体群はしばしば絶滅しており、またオオフタオビをふくむその他のカリパチでは営巣場所への帰郷性 (phylopatry) が小さく、むしろ部分個体群の絶滅が常態となっていた。集合個体群としての安定性と調節は部分個体群間の個体の移動による絶滅の危険の分散によって保たれていたといえるであろう。

ただし、この集合個体群の安定性はDen Boer (1968, 1987)の言うような密度依存性ぬきに得られるものではもちろんない。最近の理論的研究 (Hastings, 1977; Nachman, 1987a, b; Zeigler, 1977; Reeve, 1988) は、①各部分個体群に対して密度依存過程が働き、②部分個体群は調節されている必要はなく、絶滅してもよく、③環境が十分に異質で、各部分個体群が多かれ少なかれ非同調的に変動すれば、部分個体群間の移動分散が潜在的な安定化要因となり、集合個体群は調節されることを明らかにしている。Murdoch & Walde (1989) はこのような状況は自然界における動物個体群の一般的な存在様式を表しているとしながらも、部分個体群の境界が判然としない昆虫個体群においてはこのような集合個体群に特有な動態を検出するのが難しいとしている。従来の野外研究の中では、比較的サイズの大きな部分個体群を広範囲の地域においてサンプリングしたRoyama (1984)やKato (1986)は部分個体群間での個体数変動の同調性を検出しており、一方比較的狭い範囲の地域において、中程度の大きさの部分個体群を扱ったOhgushi (1986)は、各部分個体群に独立に働く攪乱要因によってその変動性は非同調的であることを示した。また、極めてサイズの小さい部分個体群を含む集合個体群の解析においては、部分個体群の絶滅が起こり、比較的大型の安定した部分個体群からのリクルートによってまたその部分個体群が再生することが、Iwao (1971)やHarrison, Murphy & Ehrlich (1988)により示されている。

本研究においては、小生息場所の区分は明確で、各部分個体群の動態も個々に調査することができた。なかでも図2-15、2-16および表2-2で得られた結果は重要で、オオカバフの各部分個体群における個体数

の年次変動は互いに同調している一方で、それぞれの部分個体群における変動幅は、一貫して集合個体群のそれよりもはるかに大きいことが示された。このことは、たとえ部分個体群が多少とも不安定で絶滅することがあっても、集合個体群としての安定性が保たれていることを示唆している。以上の事実から、オオカバフでは、部分個体群に働く密度依存的な寄生圧と、それにともなう密度依存的分散とによって部分個体群自体がある程度調節され、それが移動可能な範囲の地域的な広がりをもつ集合個体群として編成されることにより、集合個体群としての安定性が増していることが示唆される。

第3章 各死亡要因による死亡率の時間的、空間的変動と 生命表の種間比較

3-1 はじめに

オオカバフおよびオオフタオビの個体群動態にとって、寄生者群集による密度依存的な攻撃が重要な役割を果たしていることが前章において示唆された。そこで本章では、各種ドロバチ個体群に対して具体的にどのような死亡要因がはたらいているのかを、その時間的、空間的な作用様式とともに記述することにする。

カリバチ類の生命表に関する研究は、これまでにかなりの蓄積がある(Danks, 1971; Freeman, 1973, 1976, 1977, 1981; Freeman & Parnell, 1973; Freeman & Taffe, 1974; Freeman & Jayasingh, 1975; Freeman & Ittyeipe, 1976; Taffe & Ittyeipe, 1976など)。
Freemanと彼の共同研究者による研究は、築造型もしくは借坑型のカリバチ類に関するもので、地理的に離れたいくつかの場所において、完成巣を解体し、中にいる子世代の死亡要因を調べ、生命表を作成するという方法によっている。この結果いくつかのカリバチの種で、寄生率に空間的な密度依存性が認められた(Freeman & Parnell, 1973; Freeman & Taffe, 1974; Freeman & Jayasingh, 1975など)。Freeman (1977)は、このような生命表のデータと、1雌当りの産卵数の推定値をもとにして主要因分析をおこない、ドロバチ科の一種において、羽化成虫の死亡や移動などによる実現産卵数の減少が個体数の空間的な変動主要因になっていることを示した。またTaffe & Ittyeipe (1976)はドロバチ科3種について、営巣場所が岩の表面か木の枝上かによって、主要な2種の寄生者による寄生率が異なることを示した。

本研究ではまずFreemanらの方法を使って、竹筒に営巣の見られた9種のカリバチ類の生命表を作成し、その死亡要因および死亡率の種間比較をおこなう。営巣性ハチ類群集に対する寄生者群集の寄生圧のかかりかたの全体像をとらえることがここでの目的である。同様な環境

に生息する同形同大の2種でありながらも生活様式の異なる亜社会性のオオカバフと単独性のオオフタオビ間では、詳しい比較をおこなうことにより、オオカバフの母親による寄生者の攻撃からの子保護行動の適応的意義を評価する。

次にオオカバフについて、数十年間にわたって永続的に巣が作られている稲城竹小屋と、一年間だけ一時的に設定された人工竹設置地点とで、各死亡要因による死亡率がどのように異なっていたかについて述べる。これにより、小生息場所にハチが定着し、毎年繁殖を続けていくにつれて死亡要因のかかりかたがどのように変化するかについて検討する。

最後に、巣解体法による生命表調査の結果、および寄生者成虫の時間的、空間的な分布や行動に関する調査の結果から、主要な死亡要因のかかりかたの時間的、空間的な変動性について解析する。死亡率の空間的な密度依存性については、ハチの種間、あるいは年次間での変異について述べ、その原因について考察する。

以上の結果を、従来のカリバチ類個体群に関する諸研究と比較検討することにより、カリバチ類群集に対する寄生者群集の攻撃が一般的にどのような作用様式をもっているかを明らかにし、またこの寄生圧がハチの移動分散を誘発するだけの潜在的な力を有しているか否かを最後に議論する。なお、カリバチ類を攻撃する生物群の中には、労働寄生者、捕食寄生者、捕食者、寄生者などが含まれているが、本論文では繁雑さを避けるため、すべて寄生者と呼ぶことにする。

3-2 調査方法

3-2-1 巣の解体による生命表の作成

1980年から1984年まで、冬期、もしくはハチ類の営巣時期である夏から秋にかけて随時、オオカバフとオオフタオビの完成した巣を調査地域内において採集し、研究室にもちかえた。各育児室内のハチお

および寄生者の状態から、ハチの死亡要因と死亡した成長段階を判定し、生命表を作成した。また、1983年冬にはこの調査を竹筒に営巣したすべてのハチ類についておこなった。すべての調査年次において、オオカバフ以外のハチは全数調査をおこなった。オオカバフについては、各世代ごとに約10ヶ所程度の調査地点をランダムに選び（5年間、7世代でのべ73ヶ所）、そこに存在した完了巣のうち人工竹の場合は49～100%、稻城竹の場合は37～38%の巣をランダム抽出して解体調査をおこなった。各年次の調査地点数、存在した営巣完了竹筒数、および採集して解体した竹筒数をハチの種別に整理して表3-1および表3-2に示した。

解体調査時に巣内で生存していたハチおよび寄生者は、綿栓をした10mlのサンプル管内で個別飼育し、羽化してきたハチおよび寄生者の成虫は基本的にはもとの調査地点へ放逐した。

本調査に供試したカリバチ類は合計9種であった。各種の生活史の概略および従来記載されている天敵類の種類相については付録1に示した。また、これら9種に対して合計18の死亡要因が検出された。これら各死亡要因の作用様式について、付録2にその詳細を記載した。

3-2-2 寄生者の飛来個体数およびその行動に関する調査

各小生息場所におけるハチ類の営巣個体数調査時には、その時点で営巣していた各ハチ種の個体数を調べるとともに、5分間内に小生息場所に飛来、滞在した寄生者の種名および個体数を記録した。この調査は、1982年から1984年にかけて毎年20～50ヶ所の小生息場所をランダムに選び、ハチ類の繁殖時期に1～10日おきにおこなった。

一方、第4章で述べるハチ類の行動調査時には同時に寄生者類の行動も随時観察した。本章で述べる結果は、1982年6月16日～9月26日の間にst.71においてのべ63日間かけておこなった寄生者の行動調査に基づいている。

表3-1 オオフトオビドロバチとオオカバフスジドロバチの巣解体調査をおこなった調査地点数、
これらの地点における営巣完了竹数、および解体調査竹（育児室）数。

種名	調査地点の種別	竹の種類	1980			1981			1982		
			調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹（育室）数	調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹（育室）数	調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹（育室）数
オオフトオビ	稲城竹小屋	人工竹	2	7	7 (15)	5	40	40 (74)	3	6	6 (6)
	人工竹設置地点	人工竹	2	9	9 (18)	11	65	65 (192)	4	14	14 (46)
オオカバフ （第一世代）	稲城竹小屋	稲城竹									
	稲城竹小屋	人工竹									
	人工竹設置地点	人工竹									
（第二世代）	稲城竹小屋	稲城竹	5	79	44 (117)	2	19	3 (6)	1	16	4 (7)
	稲城竹小屋	人工竹				5	10	10 (16)	4	8	8 (29)
	人工竹設置地点	人工竹				5	13	8 (24)	4	32	17 (42)

表3-1 (つづき)

種名	調査地点の種別	竹の種類	1983			1984			合計		
			調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹(育室)数	調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹(育室)数	調査 地点数	営巣完了 竹数	内部調査 竹(育室)数
オオフタオビ	稲城竹小屋	人工竹	15	61	61(109)	8	51	51(91)	33	165	165(295)
	人工竹設置地点	人工竹	7	39	39(65)	2	10	10(17)	25	137	137(338)
オオカバフ (第一世代)	稲城竹小屋	稲城竹	10	130	50(70)				10	130	50(70)
	稲城竹小屋	人工竹	1	9	9(19)	2	18	18(24)	3	27	27(43)
	人工竹設置地点	人工竹	8	36	22(30)	3	22	17(28)	11	58	39(58)
(第二世代)	稲城竹小屋	稲城竹	5	72	21(56)	5	56	17(56)	18	242	89(242)
	稲城竹小屋	人工竹	1	10	10(27)	9	62	62(192)	19	90	90(264)
	人工竹設置地点	人工竹	1	10	1(3)	2	13	7(14)	12	68	33(83)

表3-2 各種カリバチ、ハナバチ類について生命表調査をおこなった地点数、これらの地点における総完成巣数、および解体調査巣（育児室）数（1983年）。

種名	稲城竹小屋			人工竹設置地点		
	地点数	完成 巣数	調査巣 (育児室)数	地点数	完成 巣数	調査巣 (育児室)数
カバフスジトコロバチ	5	17	17 (32)	1	1	1 (2)
チビトコロバチ	5	82	82 (267)	1	30	30 (77)
ヤマトハシトコロバチ	5	29	29 (48)	4	40	40 (90)
フタスジスミバチ	9	26	26 (92)	1	2	2 (3)
オオツヤクロジガバチ	1	6	6 (23)	-	-	-
ルリジガバチ	1	3	3 (3)	2	9	9 (11)
ジガバチモトキ属 spp.	18	133	133 (574)	10	59	59 (190)
コクロアガバチ	3	4	4 (5)	1	1	1 (2)
オオキリバチ	1	4	4 (6)	1	1	1 (2)

3-2-3 ハチ類の採餌回数の推定

オオカバフおよびオオフタオビに対してもっとも大きな死亡率をもたらしていたドロバチヤドリニクバエの寄生率の空間分布の解析にあたっては、各小生息場所のハチの密度の指標として、各種ハチ類の合計営巣数とともにハチの採餌回数も用いた。これは、本寄生者が帰巢するハチの後を追いかけることによりハチの巣を発見するという行動様式をとることから、各小生息場所への飛来確率はハチの営巣個体数よりもむしろその採餌回数に関係すると考えられたためである (Itino, 1988)。

各世代期間内での1小生息場所あたり総採餌回数 (F) は、オオカバフおよびオオフタオビの採餌回数の合計として、

$$F = f_a c_a n_a + f_o c_o n_o$$

のように表される。fは1育児室に対する採餌を完了するまでの総採餌回数、cは1巣あたり育児室数、nは世代期間内に小生息場所内に作られる巣の数である。また下付きのaおよびoはそれぞれオオカバフおよびオオフタオビを表している。Itino (1986)によれば、 $f_a = 9.25$, $c_a = 2.17$, $f_o = 24.88$, $c_o = 2.60$ という平均値が得られているので、Fは n_a および n_o の値から推定できる。

3-2-4 データのグルーピング

ドロバチヤドリニクバエの寄生率の空間分布の解析にあたっては、各世代におけるサンプルサイズが比較的小さかったことから (表3-1)、各世代を別々に解析するのではなく、本寄生者による寄生率が20%以上であった世代 (オオカバフの1980年第2世代および1981年の第2世代、オオフタオビの1981年および1982年)、5-20%であった世代 (オオカバフの1983年第2世代、1984年第1世代、および1984年第2世代、オオフタオビの1980年および1983年)、5%以下であった世代 (オオカバフの1982年第2世代および1983年第1世代) の3つのグループに分けて、それぞれのグループについて解析をおこなった。後で詳しく述べるように本

寄生者は寄主の羽化時期よりも半月程度早く羽化し、いったん羽化した小生息場所場所を離れた後あらためてハチを追うことにより新たに小生息場所を発見する。すなわちある年に羽化したハエはいったんプールされた後各小生息場所に再配分されていると推測できるので、上に述べたような平均寄生率が同程度のいくつかの世代をグルーピングすることが、寄生率の空間的な変動性の検出に支障をきたすことはないと考えられた。

またこの解析においては各小生息場所のデータを個々にプロットして回帰するのではなく、営巣密度（採餌回数）の大きさにしたがって、サンプル数が同程度になるようないくつかのグループに分け、回帰分析をおこなった。

Rosenheim (1990)は Itino (1988)のこのような解析方法では寄生率の時間的な変動のノイズが除去できず、また各プロットのサンプル数が小さいことも重み付けをおこなえばクリアーできるとして、Itino (1988)の原データを世代ごと、小生息場所ごとに再解析しているので、その結果についても論議(3-4)で触れる。

3-2-5 寄生者の分類

ハチ巣内で確認された寄生者はすべて成虫になるまでサンプル管内で飼育した後、同定をおこなった。この際、本研究では個々の寄主についてその寄生者を同定するという手続きをとらず、おもにオオカバフとオオフタオビの寄生者についてのみ専門家に同定を依頼し、それ以外の寄主の寄生者については岩田(1975, 1978a, b)などにしたがって寄生者の行動とそのおおまかな形態から種名を判断した。

3-3 結果

3-3-1 生命表の種間、および場所間比較

3-3-1-1 死亡要因の概要

表3-3にオオカバフの1980年から1984年までの6世代にわたる生命表、およびそれらを合計した生命表を示した（いずれも岩倉地区についての結果）。表3-4はオオフタオビについて（1981年～1984年、岩倉地区）、表3-5はその他の7種のカリバチ類も含めた9種について（1983年、調査地全域）それぞれその生命表を示したものである。以下にこれらの生命表の内容を9種の間で比較する。

表3-6は、表3-5の結果から死亡要因別の死亡率(d_x)のみを取り出し、これに9種のカリバチの営巣数などの情報を追加したものである。9種に対して前蛹期までに合計15の死亡要因が認められた。これに加えてオオカバフとオオフタオビについては蛹期に不明死亡および羽化失敗が、またオオフタオビについては成虫期にネジレバネ類による寄生がそれぞれ死亡要因として認められた（表3-3および3-4）。その他の7種のカリバチについては蛹期以降の死亡に関するデータをとっていない。これらの合計18の死亡要因の作用様式についての詳細は付録2を参照されたい。

3-3-1-2 死亡率の種間比較

ここでは表3-6を参照しながら、カリバチ種間での各死亡要因による死亡率の相違とそれをもたらしたと考えられる原因について項目別に述べる。

A. サンプル数の相違

各種カリバチの死亡要因の種類数と、その生命表作成のために使用したサンプル数（卵数）との相関をとると比較的強い相関関係が認められた($r=0.63$, $0.05 < P < 0.1$, $n=9$)。すなわち母集団に対する作用程度の弱い死亡要因はサンプル数が小さい場合検出されなかったものと考えられる。

B. 発生時期、および餌種の相違

各種カリバチの発生時期はおおむね6月から10月で、大きく重なって

表3-3 各世代におけるオオカバフスジドロバチの生命表 (岩倉地区)

发育段階 x	死亡要因 Fdx	1980年第2世代				1981年第2世代				1982年第2世代			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		56	100			46	100			78	100		
	孵化失敗				0.0				0.0			3	3.8
	Megaselia sp.				0.0			1	2.2			1	1.3
	Crematogaster laboriosa				0.0				0.0				0.0
	計			0	0.0			1	2.2			4	5.1
幼虫		56	100			45	98			74	95		
	Amobia distorta			15	26.8			10	22.2			1	1.4
	Acroricnus ambulator			1	1.8				0.0				0.0
	不明死亡			1	1.8			3	6.7			3	4.1
	計			17	30.4			13	28.9			4	5.4
前蛹		39	70			32	70			70	90		
	Anthrax sp.				0.0			2	6.3			2	2.9
	Macrosiagon nasutum			5	12.8			3	9.4			4	5.7
	カツオブシムシ科の1種				0.0			4	12.5			2	2.9
	Melittobia sp.				0.0				0.0				0.0
	不明死亡			5	12.8			3	9.4			15	21.4
	計			10	25.6			12	37.5			23	32.9
蛹		29	52			19	41			47	60		
	不明死亡				0.0			1	5.3				0.0
	羽化失敗			4	13.8			3	15.8			6	12.8
羽化成虫	計			4	13.8			4	21.1			6	12.8
		25	45			15	33			41	53		

表3-3 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	1983年第1世代				1983年第2世代				1984年第2世代			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		62	100			30	100			227	100		
	孵化失敗				0.0				0.0			4	1.8
	Megaselia sp.			2	3.2				0.0				0.0
	Crematogaster laboriosa			5	8.1				0.0				0.0
	計			7	11.3			0	0.0			4	1.8
幼虫		55	89			30	100			223	98		
	Amobia distorta			2	3.6			1	3.3			35	15.7
	Acricornus ambulator				0.0				0.0			9	4.0
	不明死亡			4	7.3			2	6.7			30	13.5
	計			6	10.9			3	10.0			74	33.2
前蛹		49	79			27	90			149	66		
	Anthrax sp.			2	4.1				0.0			6	4.0
	Macrosiagon nasutum			3	6.1				0.0			12	8.1
	カツオブシムシ科の1種			2	4.1				0.0			1	0.7
	Melittobia sp.			2	4.1				0.0				0.0
	不明死亡			3	6.1			5	18.5			6	4.0
	計			12	24.5			5	18.5			25	16.8
蛹		37	60			22	73			124	55		
	不明死亡				0.0				0.0			2	1.6
	羽化失敗			5	13.5				0.0			28	22.6
羽化成虫	計			5	13.5			0	0.0			30	24.2
		32	52			22	73			94	41		

表3-3 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	合計			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		499	100		
	孵化失敗			7	1.4
	Megaselia sp.			4	0.8
	Crematogaster laboriosa			5	1.0
	計			16	3.2
幼虫		483	97		
	Amobia distorta			64	13.3
	Acroricnus ambulator			10	2.1
	不明死亡			43	8.9
	計			117	24.2
前蛹		366	73		
	Anthrax sp.			12	3.3
	Macrosiagon nasutum			27	7.4
	カツオブシムシ科の1種			9	2.5
	Melittobia sp.			2	0.5
	不明死亡			37	10.1
	計			87	23.8
蛹		278	56		
	不明死亡			3	1.1
	羽化失敗			46	16.5
羽化成虫	計			49	17.6
		229	46		

表3-4 各年次におけるオオフタオビドロバチの生命表 (岩倉地区)

発育段階 x	死亡要因 Fdx	1981年				1982年				1983年			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		265	100			52	100			109	100		
	孵化失敗				0.0			1	1.9				0.0
	Megaselia sp.			32	12.1			8	15.4			11	10.1
	Crematogaster laboriosa			7	2.6				0.0				0.0
	計			39	14.7			9	17.3			11	10.1
幼虫		226	85			43	83			98	90		
	Amobia distorta			72	31.9			9	20.9			15	15.3
	Acroricnus ambulator			3	1.3				0.0				0.0
	Chrysis ignita			1	0.4				0.0				0.0
	Campoplex sp.			10	4.4				0.0				0.0
	不明死亡			10	4.4			1	2.3			3	3.1
	計			96	42.5			10	23.3			18	18.4
		130	49			33	63			80	73		
前蛹	Macrosiagon nasutum			1	0.8				0.0				0.0
	カツオブシムシ科の1種				0.0				0.0			1	1.3
	Melittobia sp.			1	1.0			1	1.0				0.0
	不明死亡			15	11.5			1	3.0				0.0
	計			17	13.1			2	6.1			1	1.3
		113	43			31	60			79	72		
蛹	羽化失敗			18	15.9			1	3.2				0.0
	不明死亡			2	1.8				0.0				0.0
	計			20	17.7			1	3.2			0	0.0
羽化成虫		93	35			30	58			79	72		

表3-4 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	1984年				合計				P*
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	
卵		106	100			532	100			
	孵化失敗			4	3.8			5	0.9	<0.01
	Megaselia sp.			15	14.2			66	12.4	ns
	Crematogaster laboriosa				0.0			7	1.3	ns
	計			19	17.9			78	14.7	
幼虫		87	82			454	85			
	Amobia distorta			25	28.7			121	26.7	<0.05
	Acroricnus ambulator				0.0			3	0.7	ns
	Chrysis ignita				0.0			1	0.2	ns
	Campoplex sp.			3	3.4			13	2.9	ns
	不明死亡			2	2.3			16	3.5	ns
	計			30	34.5			154	33.9	
前蛹		57	54			300	56			
	Macroslagon nasutum				0.0			1	0.3	ns
	カツオブシムシ科の1種			1	1.8			2	0.7	ns
	Melittobia sp.				0.0			2	0.7	ns
	不明死亡			4	7.0			20	6.7	<0.01
	計			5	8.8			25	8.3	
蛹		52	49			275	52			
	羽化失敗			8	15.4			27	9.8	<0.01
	不明死亡			1	1.9			3	1.1	ns
羽化成虫	計			9	17.3			30	10.9	
		43	41			245	46			

*: カイ二乗検定による死亡率の年次間変動の有無

表3-5 各種カリバチ類の生命表 (1983年、調査地全域)

発育段階 x	死亡要因 Fdx	オオカバフスジドロバチ				オオフタオビドロバチ				カバフスジドロバチ			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		179	100			185	100			34	100		
	孵化失敗				0.0				0.0				0.0
	Megaselia sp.			5	2.8			28	15.1				0.0
	Crematogaster laboriosa			5	2.8			3	1.6			4	11.8
	卵の枯渇 (産卵されず)				0.0				0.0				0.0
	計			10	5.6			31	16.8			4	11.8
幼虫		169	94			154	83			30	88		
	Amobia distorta			16	9.5			22	14.3			1	3.3
	Amobia signata				0.0				0.0				0.0
	Symmorphomyia katayamai				0.0				0.0				0.0
	Chrysis japonica				0.0				0.0				0.0
	餌不足				0.0				0.0				0.0
	不明死亡			10	5.9			4	2.6			3	10.0
	計			26	15.4			26	16.9			4	13.3
		143	80			128	69			26	76		
前蛹	Anthrax sp.			4	2.8				0.0				0.0
	Macrosiagon nasutum			13	9.1				0.0				0.0
	カツオブシムシ科の1種			2	1.4			1	0.8				0.0
	Melittobia sp.			3	2.1			6	4.7			1	0.7
	不明死亡			14	9.8				0.0				0.0
	計			36	25.2			7	5.5			1	3.8
蛹		107	60			121	65			25	74		

表3-5 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	チビドロバチ				ヤマトハムシドロバチ				フタスジスズバチ			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100gx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100gx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100gx
卵		344	100			138	100			95	100		
	孵化失敗				0.0			2	1.4				0.0
	Megaselia sp.			260	75.6				0.0			2	2.1
	Crematogaster laboriosa			9	2.6			2	1.4			3	3.2
	卵の枯渇 (産卵されず)				0.0				0.0				0.0
	計			269	78.2			4	2.9			5	5.3
幼虫		75	22			134	97			89	94		
	Amobia distorta			15	20.0				0.0				0.0
	Amobia signata				0.0				0.0			13	14.6
	Symmorphomyia katayamai				0.0			26	19.4				0.0
	Chrysis japonica				0.0			36	26.9				0.0
	餌不足				0.0			6	4.5				0.0
	不明死亡				0.0			5	3.7			2	2.2
	計			15	20.0			73	54.5			15	16.9
		60	17			61	44			74	78		
前蛹	Anthrax sp.				0.0				0.0				0.0
	Macrosciagon nasutum				0.0				0.0				0.0
	カツオブシムシ科の1種			4	6.7				0.0				0.0
	Melittobia sp.			5	3.7				0.0				0.0
	不明死亡				0.0				0.0				0.0
	計			9	15.0			0	0.0			0	0.0
蛹		51	15			61	44			74	78		

表3-5 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	オオツヤクロジガバチ				ルリジガバチ				ジガバチモドキ属数種			
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		23	100			14	100			754	100		
	孵化失敗				0.0				0.0				0.0
	Megaselia sp.			1	4.3			6	42.9			72	9.4
	Crenatogaster laboriosa				0.0				0.0			17	2.2
	卵の枯渇(産卵されず)			2	8.7				0.0			15	2.0
	計			3	13.0			5	42.9			104	13.6
幼虫		20	87			8	57			560	86		
	Amobia distorta			1	5.0				0.0			279	42.3
	Amobia signata				0.0				0.0				0.0
	Symmorphomyia katayamai				0.0				0.0				0.0
	Chrysis japonica				0.0				0.0				0.0
	餌不足				0.0				0.0				0.0
	不明死亡				0.0			1	12.5			22	3.3
	計			1	5.0			1	12.5			301	45.6
		19	83			7	50			359	47		
	Anthrax sp.				0.0				0.0				0.0
前蛹	Macrosiagon nasutum				0.0				0.0				0.0
	カツオブシムシ科の1種				0.0				0.0			1	0.3
	Melittobia sp.				0.0			2	28.6			16	4.5
	不明死亡				0.0				0.0			3	0.8
	計			0	0.0			2	28.6			20	5.6
		19	83			5	36			339	44		
蛹													

表3-5 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	合計				作用した 寄主種数
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100gx	
卵		1776	100			
	孵化失敗			2	0.1	1
	Megaselia sp.			374	21.1	7
	Crematogaster laboriosa			43	2.4	7
	卵の枯渇 (産卵されず)			17	1.0	2
	計			436	24.5	
幼虫		1339	75			
	Amobia distorta			334	24.9	6
	Amobia signata			13	1.0	1
	Symmorphomyia katayamai			26	1.9	1
	Chrysis japonica			36	2.7	1
	餌不足			6	0.4	1
	不明死亡			47	3.5	7
	計			462	34.5	
前蛹		877	49			
	Anthrax sp.			4	0.5	1
	Macrodiagon nasutum			13	1.5	1
	カツオブシムシ科の1種			8	0.9	4
	Melittobia sp.			33	3.8	6
	不明死亡			17	1.9	2
	計			75	8.6	
蛹		802	45			

表3-6 各死亡要因による死亡率のカリバチ種間での比較 (1983年、調査地全域)

发育段階 x	死亡要因 Fdx	死亡率 100qx							
		材カバチ	材ワカバチ	カバチ	花トドカバチ	ヤトハムシ トカバチ	ワタシ スバチ	材ワカ ジカバチ	カバチ ジカバチ
卵	孵化失敗					1.4			
	Megaselia sp.	2.8	15.1		75.6		2.1	4.3	42.9
	Grematogaster labori	2.8	1.6	11.8	2.6	1.4	3.2		2.2
	卵の枯渇 (産卵されず)							8.7	2.0
幼虫	Amobia distorta	9.5	14.3	3.3	20.0			5.0	42.3
	Amobia signata						14.6		
	Symmorphomyia katayamai					19.4			
	Chrysis japonica					26.9			
	餌不足					4.5			
	不明死亡	5.9	2.6	10.0		3.7	2.2	12.5	3.3
前蛹	Anthrax sp.	2.8							
	Macroisagon nasutum	9.1							
	カツオブシムシ科のI	1.4	0.8		6.7				0.3
	Melittobia sp.	2.1	4.7	0.7	3.7			28.6	4.5
	不明死亡	9.8							0.8
	蛹期までの生存率 (%)	60	55	74	15	44	78	83	36
合計死亡要因数		9	6	4	5	6	4	3	8
サンプル数 (卵数)		179	185	34	344	138	95	23	14
営巣場所当り自種卵数		16	8	6	57	15	10	23	5
営巣場所当りの カリバチ類合計完成巣数		43	32	40	80	44	36	18	41

 各カリバチの主要死亡要因

いた（表2-1）。しかし、ヤマトハムシドロバチに限っては、その営巣時期が5月に限定されており、他のカリバチにとって大きな脅威となっているノミバエやドロバチヤドリニクバエの攻撃から全く解放されていた（表3-6）。しかし、その一方でハムシドロバチヤドリバエ、およびナミハセイボウの集中的な攻撃を受けていた。前者はスミスハムシドロバチ *Symmorphus foveolatus* などの同時期に発生する他のハムシドロバチ属の諸種をも攻撃するが、後者は現在までヤマトハムシドロバチ以外の寄主は見つかっていない（岩田，1978b）。

なお、このようなヤマトハムシドロバチに特有な寄生者相は餌種の相違に起因するものかもしれない。本種を含むハムシドロバチ属は他のドロバチ類が鱗翅目幼虫にその餌種を限定されているのに対し、ハムシ類の幼虫を特異的に選好する。ただ9種のうちクモ類を狩るアナバチ科の3種において、その主要な寄生者相がヤマトハムシドロバチ以外のドロバチ類とほとんど異なっていないことから、このような餌種の相違が直接寄生者相の相違をもたらすという可能性は小さいだろう。

C. 寄生者に対する防衛行動

卵期の主要な死亡要因であるノミバエの寄生率は、種間で変異が大きかった。この主な原因は、寄主の防衛行動にあると思われる。雌成虫による子の保護がみられたオオカバフ、カバフ、およびフタスジスズバチでは寄生率が低かった（表3-6）。また、雄バチによる巣の監視がおこなわれたオオツヤクロジガバチでも低かった。

幼虫期の主要死亡要因であるドロバチヤドリニクバエ（以下ハエ）による寄生率についても上記と同様の傾向が認められた。ただし、カバフに比べてオオカバフおよびフタスジスズバチにおける寄生率はより高く（表3-6）、寄生者の侵入を許すなんらかの要因があるものと思われる。ルリジガバチが全くこの寄生者の攻撃を受けていなかった理由は明らかでない。ここでは、ハエが帰巣するハチに定位してから巣内に侵入、産卵するまでの寄生行動の各段階における寄主の防衛行動の有効性について検討することにより、寄生の成否とハチの諸行動との関連を探ることとする。

ハチの巣がハエに定位される確率は、第一にその小生息場所におけるハチ類の営巣密度に左右されている。後述するように、営巣密度が高くなるほど、その小生息場所のハエ個体数が増加した。次に、ある特定の1個体のハチについては、その巣への出入り頻度が、そのハチに対するハエの定位率に影響していた。表3-7は、オオカバフの日当り外役回数と外役1回当りの被定位率の関係を表したものである。1日に15回以上の外役が見られたのは、おもに巣築造時の泥運搬の場合であるが、いずれにせよ外役回数が増すにつれて定位される確率があがった($r=0.894$, $p<0.02$)。これは、ハチが短い間隔で巣に戻ってくることによって、ハエがその巣にいわばくぎづけにされた形となり、ハチの帰巣の度にハエが定位したためである。ハエが産卵をおこなうのは、巢内に餌が多少とも存在している場合に限られたので、そのような育児、貯食期間中の日当り外役回数をオオカバフとオオフタオビで比較したのが表3-8である。両種ともこの期間にはそれほど頻繁な外役はおこなっていなかったが、オオフタオビでは9回以上の外役をおこなった頻度が高く、1回の外役当りのハエによる定位率が高かったものと思われる。表3-9にオオカバフとオオフタオビの採餌および採泥の際の1回外役当りハエによる被定位率を示した。日当りの平均外役回数は、外役合計数を単純に観察日数で除したものである。被定位率は、予想どおり外役頻度の高いオオフタオビのほうが高かったが、オオフタオビの特に採泥外役時の被定位率は非常に高く、ハエによるなんらかの寄主選好性が介在している可能性もある。表3-10はハエによる定位を受ける前後でのオオカバフとオオフタオビの外役回数の変化をハチ個体別に示したものである。いずれにおいてもハエに定位されたことによる外役回数の減少はt検定によって認められなかった。ハエの追跡を受けている時、およびハエの定位時にハチは特にその存在に対して反応を示さないことがほとんどであったことから、ハチはハエの存在に気づいていない可能性が高い。時に、追跡されている際に小生息場所周辺で何回か旋回することにより追跡を逃れようとする個体や、巣の入口から外出する際にハエに気づいて追い払おうとする個体が認められたが、このような場合はその後数十分間以上ハチは巢内から出てこなかった。

表3-7 オオカバフスジドロバチの日あたり外役回数とドロバチヤドリニクバエによる被定位率との関係。

日あたり外役回数			外役回数合計	被定位回数	外役1回あたり 被定位率(%)
範囲	頻度	平均			
0-4	358	2.6	937	2	0.21
5-9	215	6.9	1474	2	0.14
10-14	75	12.0	899	4	0.44
15-19	50	17.3	863	7	0.81
20-39	57	27.6	1576	18	1.14
40-	20	57.7	1154	15	1.30

表3-8 オオカバフスジドロバチおよびオオフタオビドロバチの餌搬入期間中の日あたり外役回数。

	オオカバフスジドロバチ		オオフタオビドロバチ
	第一世代	第二世代	
観察日数	216	81	16
日あたり外役回数 (平均±SE)	3.4±2.1	3.9±2.1	8.7±3.4
範囲	1-15	1-10	3-16

表3-9 2種ドロバチの餌および泥搬入時におけるドロバチヤドリニクバエの定位率。

	オオカバフスジドロバチ		オオフタオビドロバチ	
	餌採集	泥採集	餌採集	泥採集
観察外役回数	2009	792	79	83
日あたり平均外役回数	6.0	2.4	4.0	5.7
定位回数	44	4	2	9
外役1回あたり 被定位率(%)	2.1	0.5	2.5	10.8

表3-10 2種ドロバチがドロバチヤドリニクバエに定位される前後の時期における日あたり外役回数の変化。

種名	個体番号	定位前		定位後		P
		観察日数	日あたり外役回数 ($m \pm SD$)	観察日数	日あたり外役回数 ($m \pm SD$)	
オオカバフ	1133	6	2.7 ± 1.9	15	2.7 ± 1.3	ns
	1214	5	2.4 ± 1.1	7	2.9 ± 1.6	ns
	1222	11	3.4 ± 1.6	8	3.8 ± 1.5	ns
	1234	10	4.0 ± 1.9	5	3.6 ± 2.1	ns
	1313	14	3.4 ± 1.6	6	4.2 ± 2.0	ns
	1244	10	3.1 ± 1.5	7	3.7 ± 2.1	ns
オオフタオビ	1553	2	6.5 ± 4.9	6	10.2 ± 3.2	ns

表3-11 2種ドロバチにドロバチヤドリニクバエが定位してから寄生成功にいたるまでの失敗要因。

寄生失敗の例数 (%)		
	オオカバフスジドロバチ	オオフタオビドロバチ
巣に定位	48	11
ハチの再外出までに 飛び去る (待ち時間3分以内)	20 (42)	4 (36)
同上 (待ち時間3分以上)	2 (4)	1 (9)
定位中に追い払われる	3 (6)	0
ハチの再外出後、 巣内に侵入できず	14 (29)	2 (18)
巣内に侵入したが、 育児室内が空のため産卵せず	7 (15)	0
寄生成功	2 (4)	4 (36)

次に、定位されたハチが侵入を受ける確率について検討する。図3-1は、オオカバフに対するハエの定位および侵入の頻度分布を、ハチが巢内にもどってから再び外役に出発するまでの巢内滞在時間別に示したものである。ハチに定位したハエの巢への侵入成功確率は、ハチの巢内滞在時間が3分以内の場合に比較的高いことがわかる。ただし3分以上と以内とでは有意差は認められなかった($\chi^2=0.74$, $p>0.1$)。図3-2は、ドロバチ4種間で、この巢内滞在時間の頻度分布を比較したものである。オオカバフのみが、巢内での滞在時間が長い(他の3種いずれとの間でもt検定により有意差あり)。このようにオオカバフは巢内滞在時間を長くすることによってハエの侵入確率を下げている可能性が示唆された。

表3-11は、ハエが2種のドロバチの巢に定位してから育児室内に産卵するまでに、どのような要因によってその寄生行動を中断されたかを示している。オオカバフはオオフタオビよりも寄生成功率が低かった。この原因としては、①先にあげた巢内滞在時間が長いことによるハエの寄生放棄、②オオカバフの巢の入口の煙突(図1-1)の存在などによるハエの侵入の阻害、および③侵入してもその巢が築造過程である場合が多いこと、などがあげられる。

以上のようにオオカバフはさまざまな方法によってドロバチやドリニクバエの攻撃を行動的に回避していることがわかった。しかし、それにもかかわらずハエの寄生率がかなり高かったことから、本種の場合いったん巢内に産卵を受けるとそれ以後の防衛(寄生者幼虫を発見して噛みつぶすなど)は完璧ではない可能性が高い。

D. 営巣密度の相違

各種のカリバチが営巣していた小生息場所あたりの、①その種の営巣密度(年間総産卵数、以下「単独種密度」と呼ぶ)、および②他種のカリバチも含めた全カリバチ群集としての営巣密度(合計完成巣数、以下「全種密度」)が表3-6に示してある。営巣密度の高い場所で営巣する種ほど生存率が低くなるかどうかを確かめるために、まず蛹期までの生存率と、営巣密度との相関をとった。なお、以下の解析では雌

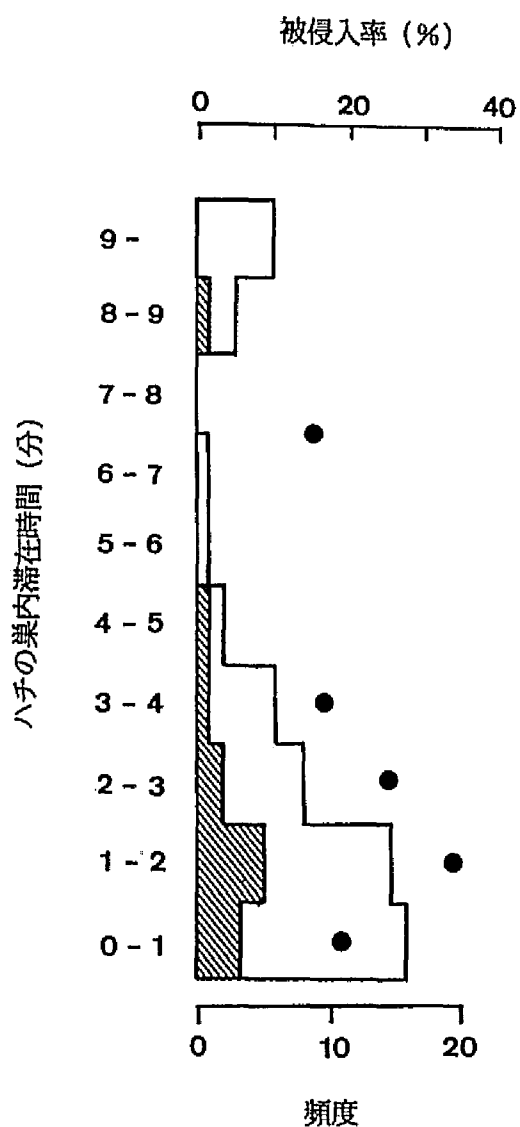


図3-1 オオカバフスジドロバチの巣に対するドロバチヤドリニクバエの定位回数、および侵入回数の頻度分布をハチの巣内滞在時間別に示した。□：定位回数、■：定位され、かつ侵入を受けた回数、●：被侵入率（侵入回数／定位回数）。

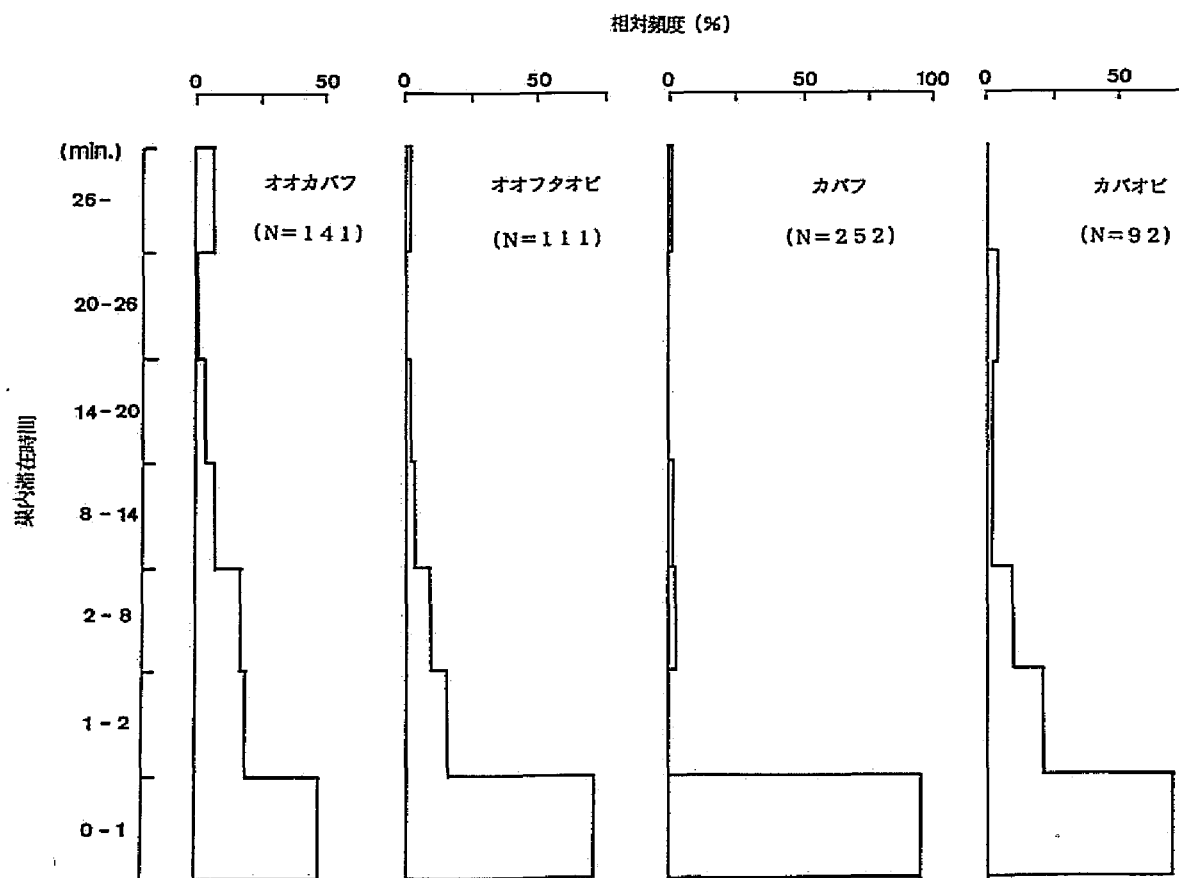


図3-2 ドロバチ4種の餌をもち帰った後の巣内滞在時間の頻度分布。

成虫の保護による影響を除くためにオオカバフおよびカバフ以外の7種について検討した。単独種密度によれば相関は有意でなく ($r=0.56$, $P>0.1$)、全種密度では有意となった ($r=0.88$, $P<0.01$)。おもな寄生者による攻撃が寄主を特定しない無差別なものである場合が多いことを考慮すれば、営巣密度の指標としては全種密度のほうが妥当と考えられる。

次に、ノミバエおよびドロバチヤドリニクバエの寄生率とこの全種密度との関係を検討する。ノミバエでは種間の寄生率の相違は平均営巣密度の違いによってよく説明された ($r=0.88$, $P<0.05$, $n=6$)。ドロバチヤドリニクバエについては相関は弱かったが ($r=0.35$, $P>0.1$, $n=6$)、これは表3-6からもわかるとおり、きわめて営巣密度の高かったチビドロバチにおいてそれほど寄生率が上昇しなかったことによっている。本寄生者は、1つの小生息場所における密度が高まると相互干渉を避けるため他の小生息場所へと移出する (Itino, 1988)。しかも本寄生者は、ある巣の入口に定位してハチの外出を待っている間に他のハチが近くを飛翔すると、注意がそちらに分散することにより目的の巣への侵入に失敗する確率が高くなるので (Itino, pers. obs.)、ハチがあまりに高密度で営巣している場合、このようなハエ同士の相互干渉や近くを飛翔するハチによる干渉によってハエの寄生率が下がっている可能性が高い。いずれにしてもカリバチ群集としての営巣密度が高い場所に営巣するハチ種ほど両寄生者による寄生率が増大するという傾向自体は顕著に認められた。

以上、カリバチ各種間での死亡率の差をもたらしていた原因について、四つの観点から述べた。最後に、各種の寄生者からみた場合、その個体群存続の上でどの寄主が重要であるかについて検討を加えておく。表3-12は、4種の主要な寄生者による死亡数を寄主別にみたものである。外敵諸種にとってジガバチモドキ属数種、チビドロバチ、およびオオフタオビが主要な寄主になっていることがわかる。ただし、この表の中でオオカバフだけは全数調査ではなく、サンプル率が約10%であった。このことを考慮すれば、ジガバチモドキ属数種およびオオカ

表3-12 主要な広食性捕食者および寄生者による寄主別死亡数（1983年、調査地全域*）

死亡要因	合計死亡数	寄主別死亡数								
		ヤマトハシ ドバチ	ジガバチ モドキ	オオドバチ	オオカバチ	カバチ	オオカバチ ジガバチ	カバチ ジガバチ	オオカバチ	カバチ スズバチ
Megaselia sp.	374	0	72	260	5	0	1	6	28	2
Crematogaster laboriosa	43	2	17	9	5	4	0	0	3	3
Amobia distorta	334	0	279	15	16	1	1	0	22	0
Melittobia sp.	33	0	16	5	3	1	0	2	6	0

□: 主要寄主上位2種

*: オオカバチのみについては約10%のサンプル率

バフが寄生者群集にとって個体群を維持する上での主要寄主ということになる。

3-3-1-3 死亡率の営巣場所間比較

表3-13にオオカバフの各営巣場所における生命表を比較した。稲城竹小屋の稲城竹、稲城竹小屋の人工竹、および人工竹設置地点の人工竹の間で各死亡要因による死亡率に差があるかどうかを調べた結果、ドロバチヤドリニクバエ、およびカツオブシムシ科の一種において有意な差が認められた。ドロバチヤドリニクバエでは、稲城竹小屋の稲城竹できわめて高い寄生率が認められている一方で稲城竹小屋の人工竹と人工竹設置地点の人工竹の間では有意差が認められなかった($P>0.05$)。このハエ寄生率の場所間差は、各営巣場所における営巣密度の高さを反映していた。稲城竹小屋の稲城竹、稲城竹小屋の人工竹、および人工竹設置地点の人工竹における本種およびオオフタオビの合計年間完成巣数(平均±SD)はそれぞれ 12.7 ± 8.3 ($n=20$)、 5.0 ± 5.0 (28)、 6.9 ± 5.1 (26)であった。なお、カツオブシムシ科の一種による死亡率の場所間差の原因は不明である。

表3-14にはオオフタオビの生命表を稲城竹小屋の人工竹、および人工竹設置地点の人工竹の間で比較した。ドロバチヤドリニクバエの寄生率に場所間で差がなかったのは、場所間で営巣密度の差がなかったことと対応していると考えられる。唯一、場所間で差が認められたのはノミバエによる寄生である。本寄生者は大型で飛翔力のあるドロバチヤドリニクバエに比べて飛翔能力が劣っており、羽化した小生息場所から移動せず、そこへとどまり寄主を攻撃することが多い。稲城竹小屋は経年的にオオカバフが営巣をおこなっており、本種の寄生も細々とではあるが続いていることから、この寄生率の差はこのような小生息場所における経年的な寄生者の累積効果の差によるものであろう。

3-3-2 死亡率の季節的、年次的変動

3-3-2-1 死亡率の季節的変動

表3-13 営巣場所のタイプ間でのオオカバフスジドロバチの生命表比較 (1980年～1983年の第2世代)

発育段階 x	死亡要因 Fdx	稲城竹小屋				(人工竹)				人工竹設置地点 (人工竹)				P*
		観察個体数 nx	(稲城竹) 生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	
卵		185	100			72	100			69	100			
	孵化失敗			2	1.1				0.0			3	4.3	ns
	Megaselia sp.			3	1.6				0.0			2	2.9	ns
	計			5	2.7			0	0.0			5	7.2	
幼虫		181	97			72	100			64	93			
	Amobia distorta			39	21.5			3	4.2			8	12.5	<0.01
	セイボウ科sp.A			1	0.6				0.0				0.0	ns
	Acroricus ambulator			3	1.7				0.0				0.0	ns
	不明死亡			5	2.8			5	6.9			3	4.7	ns
	計			48	26.5			8	11.1			11	17.2	
前蛹		133	72			64	89			53	77			
	Anthrax sp.			5	3.8			1	1.6			2	3.8	ns
	Macrosiagon nasutum			14	10.5			7	10.9			4	7.5	ns
	カツオブシムシ科の1種				0.0			2	3.1			5	9.4	<0.01
	不明死亡			23	17.3			13	20.3			12	22.6	ns
	計			42	31.6			23	35.9			23	43.4	
蛹		91	49			41	57			30	43			
	不明死亡			1	1.1				0.0				0.0	ns
	羽化失敗			22	24.2			4	9.8			6	20.0	ns
	計			23	25.3			4	9.8			6	20.0	
羽化成虫		68	37			37	51			24	35			

*: カイ二乗検定による死亡率の営巣場所のタイプ間での相違の有無

表3-14 営巣場所のタイプ別のオオフタオビドロバチの生命表 (1980年～1983年)

発育段階 x	死亡要因 Fdx	稲城竹小屋 (人工竹)				人工竹設置地点 (人工竹)				P*
		観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	生存数 lx	死亡数 dx	死亡率 100qx	
卵		204	100			321	100			
	孵化失敗				0.0			1	0.3	ns
	Megaselia sp.			44	21.6			35	10.9	<0.01
	Crematogaster laboriosa			1	0.5			9	2.8	ns
	計			45	22.1			45	14.0	
幼虫		159	78			276	86			
	Amobia distorta			32	20.1			74	26.8	ns
	Acroricnus ambulator			2	1.3				0.0	ns
	Chrysis ignita				0.0			1	0.4	ns
	Campoplex sp.			2	1.3			8	2.9	ns
	不明死亡			5	3.1			10	3.6	ns
	計			41	25.8			93	33.7	
前蛹		118	58			183	57			
	Macrosiagon nasutum				0.0			1	0.5	ns
	カツオブシムシ科の1種				0.0			1	0.5	ns
	Melittobia sp.			5	4.2			5	2.7	ns
	不明死亡			6	5.1			13	7.1	ns
蛹	計			11	9.3			20	10.9	
		107	52			163	51			
	羽化失敗			6	5.6			16	9.8	ns
	不明死亡				0.0			2	1.2	ns
羽化成虫	計			6	5.6			18	11.0	
		101	50			145	45			

*: カイ二乗検定による死亡率の場所間変動の有無

表3-15にオオカバフの第1世代および第2世代の生命表を比較して示した。各死亡要因についてその死亡率の世代間の差を検定したところ、ノミバエ科の一種、トビイロシリアゲアリ Crematogaster laboriosa、ドロバチャドリニクバエ、およびヒメコバチ科の一種の4つの死亡要因について有意な差が認められた。この差をもたらしたのが寄生者の季節的な活動性の相違であるかどうかを確かめるために以下、各種の寄生者についてその季節的な発生様式を検討する。

A. ドロバチャドリニクバエ (Amobia distorta)

図3-3に本種第1世代の累積羽化個体数の季節消長を示した。本種は囲蛹の状態で寄主の巢内で越冬する。5月下旬から6月上旬にかけていっせいに羽化することがわかる。このような傾向は1982年の第1世代成虫の羽化に関しても認められた。また、第2世代成虫の羽化は1983年の調査では8月上旬に10個体が、8月下旬に3個体がそれぞれ確認されている。

図3-4は、ハチ類の営巣数調査時に各小生息場所（おもに稲城竹）で5分間以内に飛来の確認されたハエ数を数え、その調査日ごとの合計値が季節的にどう変動するかをみたものである。各調査日にはおおむね10～20ヶ所の小生息場所を調査した。いずれの年においても6月上旬から10月上旬まで1年中ハエの飛来が認められたが、ハチ第1世代成虫の営巣活動がもっとも盛んな6月下旬から7月上旬にかけて飛来数が少ない傾向が、特にもっとも詳しい調査をおこなった1981年において認められた。このことが表3-15における寄生率の世代間差を生じさせたのであろう。

B. ノミバエ科の一種 (Megaselia sp.)

本種も前種と同様囲蛹の状態で寄主巢内で越冬する場合が多いと思われる。図3-5から、第1世代（1982年）は6月上旬にいっせいに、また第2世代（1983年）は7月中旬から9月下旬にかけて随時羽化することがわかる。1984年の第1世代の羽化もやはり6月上旬に集中した。

本種の小生息場所での活動は6月から7月にのみ確認された（図3-6）。

表3-15 オオカバフスジドロバチの死亡要因別死亡率の世代間での比較

発育段階 x	死亡要因 Fdx	第1世代			第2世代			P*
		観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100gx	観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100gx	
卵		62			437			
	孵化失敗			0.0		7	1.6	ns
	Megaselia sp.		2	3.2		2	0.5	<0.05
幼虫	Crematogaster laboriosa	55	5	8.1	428		0.0	<0.01
	Amobia distorta		2	3.6		62	14.5	<0.05
	Acroricus ambulator			0.0		10	2.3	ns
前蛹	不明死亡	49	4	7.3	317	39	9.1	ns
	Anthrax sp.		2	4.1		10	3.2	ns
	Macrosingon nasutum		3	6.1		24	7.6	ns
蛹	カツオブシムシ科の1種	37	2	4.1	241	7	2.2	ns
	Melittobia sp.		2	4.1			0.0	<0.01
	不明死亡		3	6.1		34	10.7	ns
羽化成虫	不明死亡	32		0.0	197	3	1.2	ns
	羽化失敗		5	13.5		41	17.0	ns

*: カイ二乗検定による死亡率の世代間変動性の有無

表3-16 オオカバフスジドロバチにおける卵から羽化成虫までの生存率の、生命表調査法および個体数調査法による結果の比較

		1980年 第2世代	1981年 第2世代	1982年 第2世代	1983年 第1世代	1983年 第2世代	1984年 第2世代
生命表* 調査法	卵数	56	46	78	62	30	207
	羽化成虫数	25	15	41	32	22	94
	生存率	45	33	53	52	73	41
個体数** 調査法	卵数	—	54	62	52	50	80
	羽化成虫数	—	34	30	21	42	—
	生存率	—	63	48	40	84	—
P***			<0.01	ns	ns	ns	

*: 岩倉地区全域での調査による

**: 岩倉地区内経年調査地点(st. 6, 8, 10, 11, 47)での調査による

***: カイ二乗検定による生存率の相違の有無

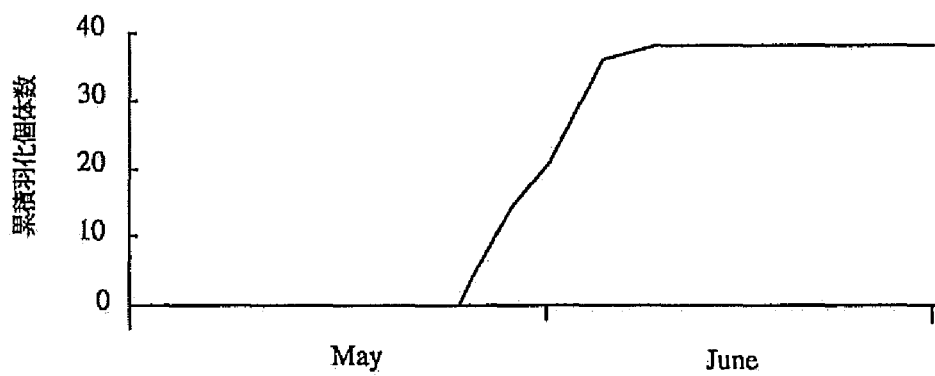


図3-3 ドロバチヤドリニクバエ第一世代成虫の累積羽化個体数の季節消長(1984年)。

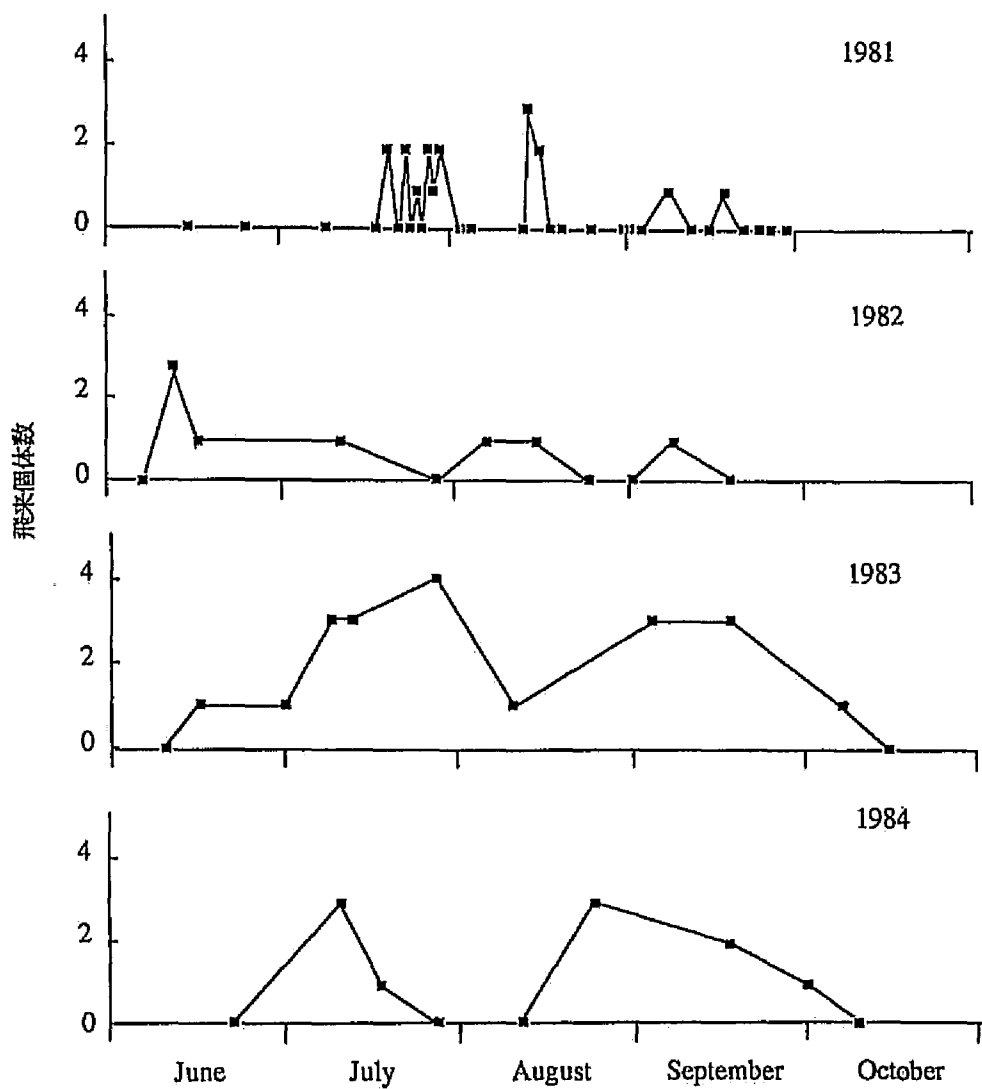


図3-4 ドロバチヤドリニクバエの日あたり飛来確認個体数の季節消長。

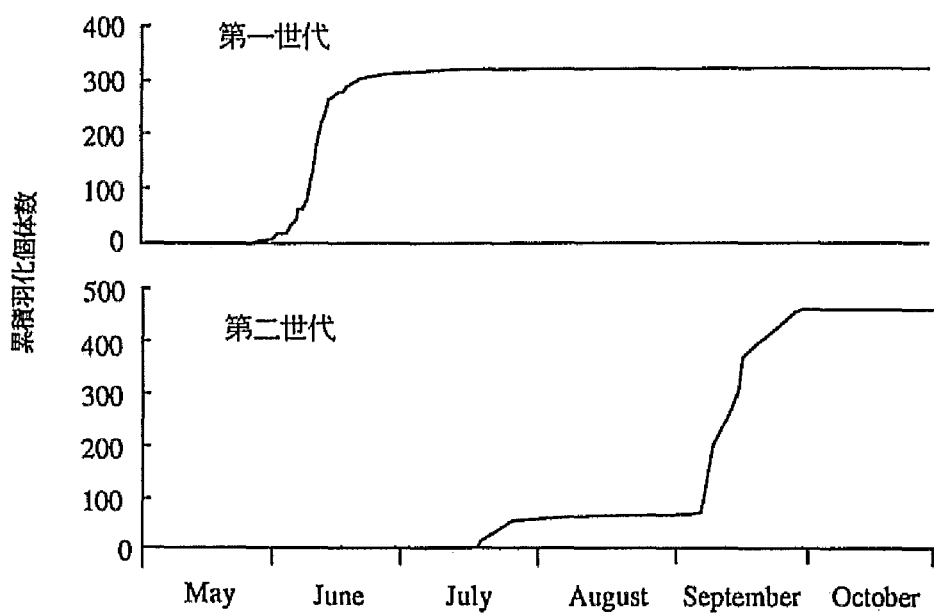


図3-5 ノミバエ科の一種 (*Megaselia* sp.) の第一世代 (上、1982年) および第二世代 (下、1983年) 成虫の累積羽化成虫数の季節消長。

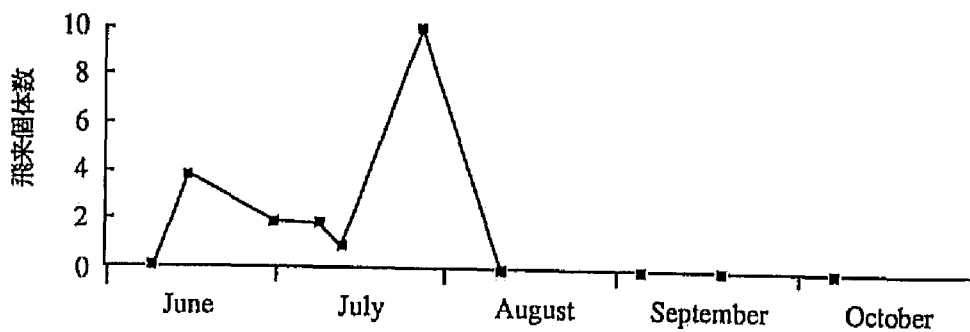


図3-6 ノミバエ科の一種 (*Megaselia* sp.) の日あたり飛来確認個体数の季節消長 (1983年)。

表3-15においてオオカバフ第2世代の本種による死亡率が低かったのはこのことによっているものと考えられる。本種第2世代成虫が羽化後、どのような場所で活動しているかは不明だが、本飛来数調査はおもに稲城竹においておこなったことを考慮すれば、この時期本種はオオカバフ以外のハチに寄主転換している可能性もある。

C. ツリアブ科の一種 (Anthrax sp.)

成熟幼虫として寄主の巣内で越冬を終えた本種は、6月下旬から7月上旬にかけて羽化してくる。7月から9月いっぱいまで活動していた（図3-7）。この結果、オオカバフの世代間で寄生率に差は認められなかった（表3-15）。

D. キアシオナガトガリヒメバチ (Acroricnus ambulator)

本種の活動は6月から9月まで一様にみられた（図3-8）。このためオオカバフの世代間で寄生率に差は認められなかった（表3-15）。

E. ヒメコバチ科の一種 (Melittobia sp.)

1984年における本種第1世代の羽化時期は5月下旬から6月上旬にかけてであり、この時期に合計100個体が羽化した。また1983年における本種第2世代の羽化は8月下旬から9月中旬にかけて合計183個体が観察された。寄生率はノミバエと同様、第1世代の方が高かったが、この原因はこれだけの情報からは判定できない。

以上羽化および活動の季節性に関するデータのある5種について、その活動時期とオオカバフに対する寄生率の季節変動性を関連づけながら述べてきた。表3-15でオオカバフ世代間で死亡率に差が認められた他の1つの死亡要因、すなわちトビイロシリアゲアリによる捕食についてはその季節活動性に関する情報がないため考察ができない。いずれにせよ寄生率の季節的な変動様式の決定要因は、このような寄生者の季節発生型とともにオオカバフ以外の寄主となるハチ類の被寄生様式も関連していると思われ、これもあわせて調査することにより、寄主

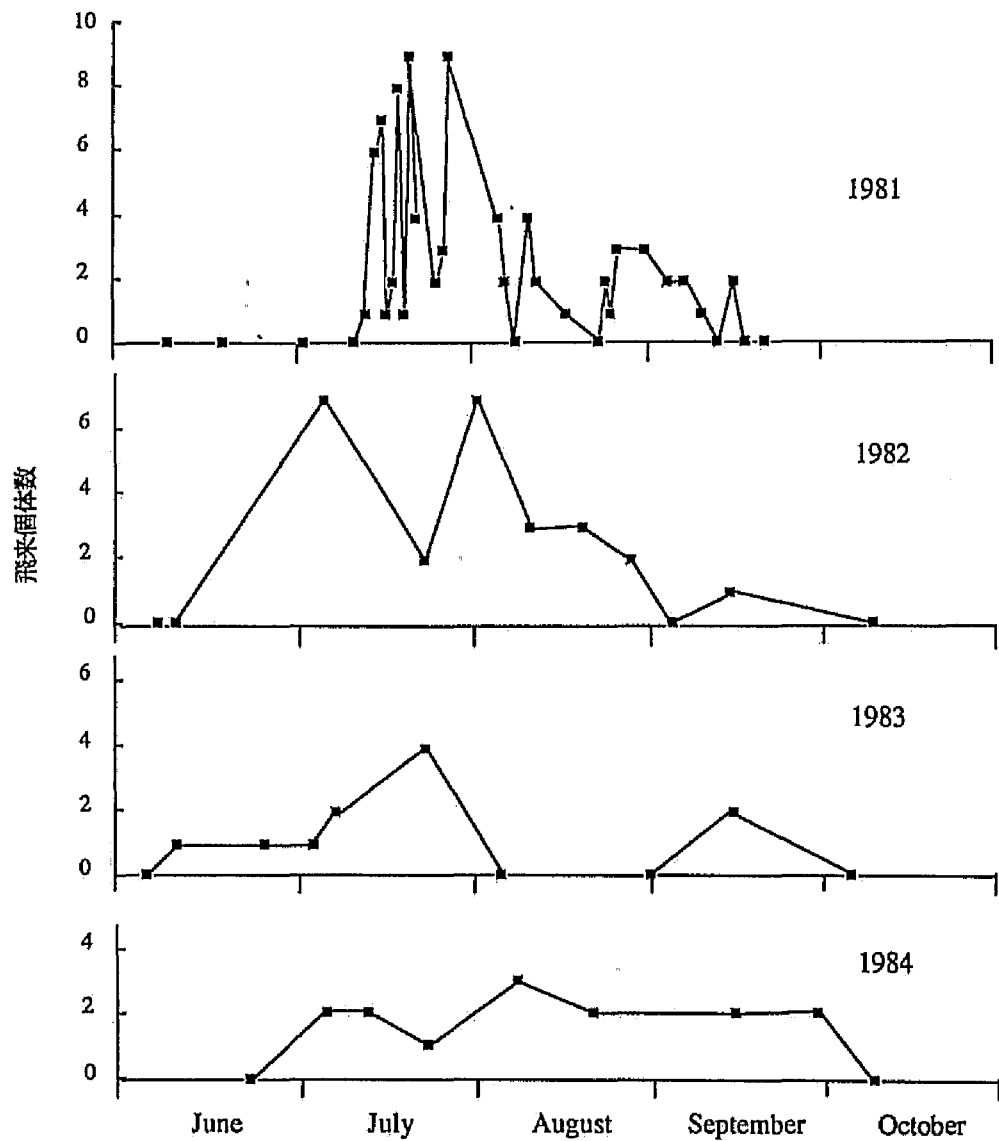


図3-7 ツリアブ科の一種 (*Anthrax* sp.) の日あたり飛来確認個体数の季節消長。

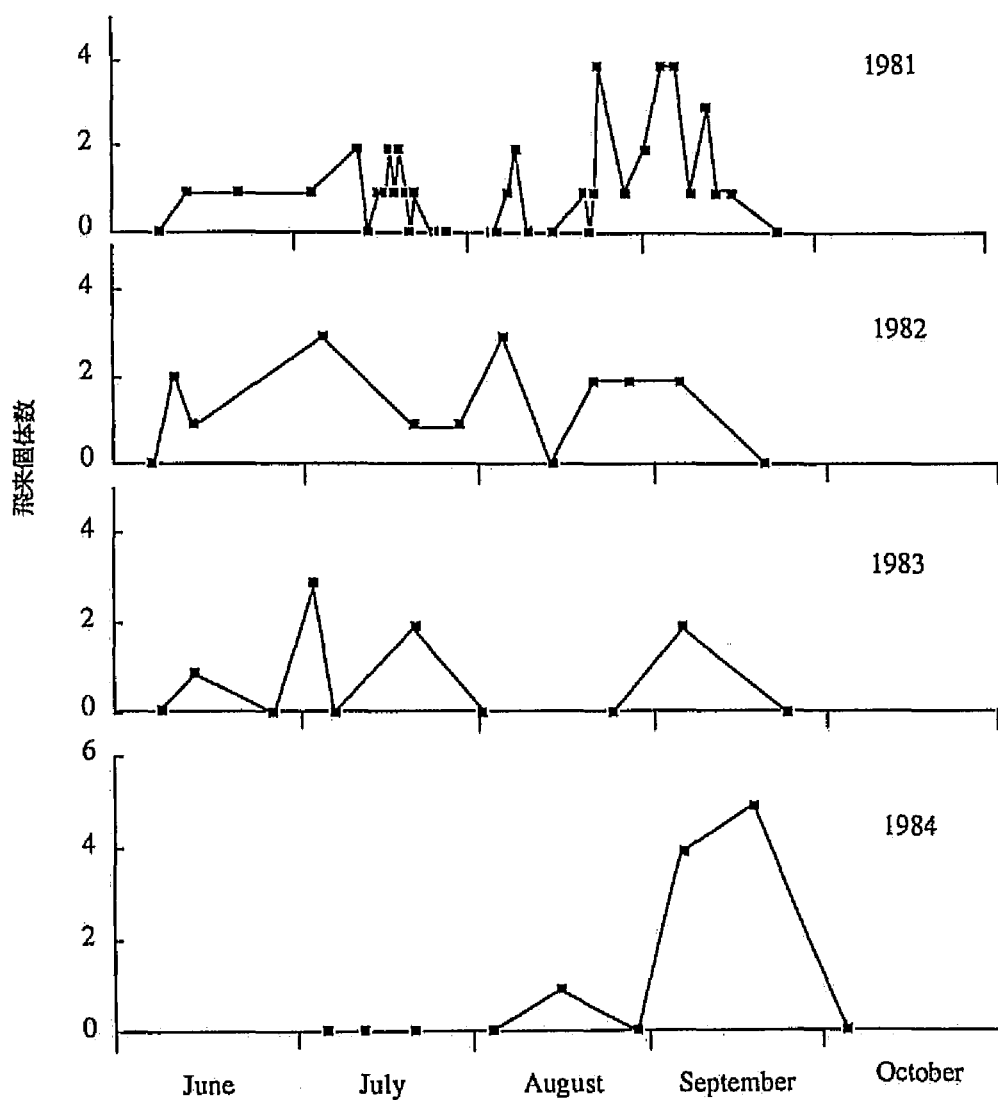


図3-8 キアシオナガトガリヒメバチの日あたり飛来確認個体数の季節消長。

転換の要素も含めたより深い理解が可能となるだろう。

3-3-2-2 死亡率の年次的変動

オオカバフ以外のすべてのハチの生命表調査は全数調査であったため、そこで得られた結果はそのまま当調査地におけるかれらの個体数変動をも表していると考えられる。しかしオオカバフについては、生命表調査をサンプリング調査によっておこなったため、卵から羽化成虫までの生存率については、結局二通りの結果が得られたことになる。その一つは、本章で述べた生命表調査によるものであり、もう一つは第2章で述べた定期的な個体数調査によるものである。後者は、岩倉地区の5ヶ所の小生息場所において、完成した巣の総数、および羽化時期に巣の表面にあいた羽化穴の数という二つの情報より、卵から成虫までの生存率を推定したものである。表3-16にこの二通りの方法によって得られた卵から成虫までの生存率を世代別に示した。両方法による生存率が算出された4世代のうち3世代について方法間で生存率には差が認められず、またその世代間変動傾向も一致していた。1981年第2世代については生存率が有意に異なっていたが、この理由は特定できない。

上記の生命表調査の結果をもとに卵から成虫までの生存率および各死亡要因による死亡率の年次変動について述べる。表3-17はオオカバフの1980年から1984年までの第2世代の各死亡要因による死亡率を比較したものである。ドロバチヤドリニクバエ、カツオブシムシ科の一種、および前蛹期の不明死亡において有意な年次変動性が認められた。また表3-4のもっとも右の列に、オオフタオビにおける1981年から1984年までの各死亡要因による死亡率の年次変動性の有無についての検定結果を示した。ここでは、孵化失敗、ドロバチヤドリニクバエ、前蛹期の不明死亡、および羽化失敗による死亡率に年次変動性が認められた。

表3-18は上記の年次変動性が認められた死亡要因による死亡率、および卵から成虫羽化までの死亡率の年次変動を示したものである。まず、卵から成虫羽化までの死亡率の年次変動パターンは、1981年から1984年までオオカバフとオオフタオビの間で見事に一致していた。こ

表3-17 オオカバフスジドロバチ第2世代の死亡要因別死亡率の年次間変動性

发育段階 x	死亡要因 Fdx	1980年			1981年			1982年		
		観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100qx
卵		56			46			78		
	孵化失敗			0.0			0.0		3	3.8
	Megaselia sp.			0.0		1	2.2		1	1.3
幼虫		56			45			74		
	Amobia distorta		15	26.8		10	22.2		1	1.4
	Acroricnus ambulator		1	1.8			0.0			0.0
	不明死亡		1	1.8		3	6.7		3	4.1
前蛹		39			32			70		
	Anthrax sp.			0.0		2	6.3		2	2.9
	Macrosiagon nasutum		5	12.8		3	9.4		4	5.7
	カツオブシムシ科の1種			0.0		4	12.5		2	2.9
	不明死亡		5	12.8		3	9.4		15	21.4
蛹		29			19			47		
	不明死亡			0.0		1	5.3			0.0
	羽化失敗		4	13.8		3	15.8		6	12.8
羽化成虫		25			15			41		

表3-17 つづき

发育段階 x	死亡要因 Fdx	1983年			1984年			P*
		観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100qx	観察個体数 nx	死亡数 dx	死亡率 100qx	
卵		30			227	4	1.8	ns
	孵化失敗			0.0				
幼虫	Megaselia sp.	30		0.0	223		0.0	ns
	Amobia distorta			1			35	<0.01
	Acroricnus ambulator			0.0			9	ns
	不明死亡			2			30	ns
前蛹		27			149			
	Anthrax sp.			0.0			6	ns
	Macrosiagon nasutum			0.0			12	ns
	カツオブシムシ科の1種			0.0			1	<0.01
	不明死亡			5			6	<0.01
蛹		22			124			
	不明死亡			0.0			2	ns
羽化成虫	羽化失敗	22		0.0	94	28	22.6	ns

*: カイ二乗検定による死亡率の年次間変動性の有無

表3-18 2種ドロバチにおける死亡率(%)の年次変動(岩倉地区における生命表調査の結果より、死亡率の年次変動性が有意に認められた主要死亡要因について示す)。

		年次				
		1980	1981	1982	1983	1984
オオカバフ 第二世代	ドロバチ・リニハエ	27	22	1	3	16
	カワバシム科の一種	0	13	3	0	1
	前蛹期の不明死亡	13	9	21	19	4
	卵から成虫羽化までの合計死亡率	55	67	47	27	59
オオフタオビ	ドロバチ・リニハエ	-	32	21	15	29
	カワバシム科の一種	-	12	3	0	7
	前蛹期の不明死亡	-	16	3	0	15
	卵から成虫羽化までの合計死亡率	-	65	42	28	59

表3-19 オオカバフスジドロバチ第二世代の卵から成虫羽化までの生存率の年次変動を規定する主要因の分析(1981年～1984年、岩倉地区における生命表調査による)。卵から成虫羽化までの生存率(S)を卵期生存率(S_E)、幼虫期生存率(S_L)、幼虫期のドロバチヤドリニクバエからの生存率(S_{NH})、前蛹期生存率(S_{Pr})、および蛹期生存率(S_P)に分割し、各要素とSの間の回帰関係をしらべた。

	S_E	S_L	S_{NH}	S_{Pr}	S_P
回帰係数(b)	0.02	0.38	0.29	0.28	0.33
相関係数(r)	0.26	0.77	0.89	0.59	0.91
プロット数	4	4	4	4	4
P	ns	ns	ns	ns	ns

の年次変動パターンの一致性をもたらした要因を明らかにするために、主要因分析によって卵から成虫までの生存率の年次変動性を規定していた要因について検討する。表3-19はオオカバフ第2世代の各発育段階における生存率と、卵から羽化成虫までの全生存率との相関をとったものである。回帰係数は幼虫期、および蛹期に高くなっており、この時期の死亡が変動主要因となっていることがわかる。。蛹期の主要死亡要因である羽化失敗は前にも述べた通り、おもに飼育時の人為的な乾燥状態によって引き起こされたものと考えられるため除外するとすれば、幼虫期死亡が変動主要因となっているといえよう。ここで幼虫期死亡のほとんどがドロバチヤドリニクバエの寄生によるものであること（表3-5）を考慮すれば、ハエの寄生率がオオカバフおよびオオフタオビの死亡率の年次変動の一致性をもたらしていたおもな要因といえるであろう。次に表3-20に各発育段階の生存率の密度依存性を調べた。密度としては、全種密度をとった。回帰係数が0よりも有意に小さければ密度依存性が検出されたことになる。まず、卵から成虫までの生存率は密度非依存的であった。この結果は個体数調査による第2世代の卵から成虫までの生存率がオオカバフの単独種密度に対して密度依存的であった（表2-4）のとは異なっていた。これは、他のカリバチ類の個体数の多少にかかわらず、オオカバフ自身の密度に依存して生存率が低下していたことを示唆している。各発育段階における生存率についても、いずれも全種密度に対して密度非依存的であった（表3-20）。以上のように、オオカバフの成長段階における生存率の年次変動性を規定していたのはドロバチヤドリニクバエの寄生率であること、および各発育段階の生存率は、全種密度に対しては依存的でなかったこと、の二点が判明した。

一方、オオフタオビの卵から成虫までの生存率の年次変動性を規定する要因については、ハエの寄生率の年次変動性が卵から成虫までの死亡率のそれと同調していること、および寄生率自体が高いレベルにあることから（表3-18）、オオカバフと同様にハエの寄生率が増加すると生存率も減少する要因と考えられる。オオフタオビの各発育段階における生存率の自種密度に対する依存性は、すでに表2-7でみたように幼虫期（おもにハエ

表3-20 オオカバフスジドロバチ第二世代の発育段階別死亡率の密度依存性に関する分析結果(1981年～1984年、岩倉地区における生命表調査による)。卵から成虫羽化までの生存率(S)、卵期生存率(S_e)、幼虫期生存率(S_L)、幼虫期のドロバチヤドリニクバエからの生存率(S_{nn})、前蛹期生存率(S_{pr})、および蛹期生存率(S_r)について、各年次における小生息場所あたり全カリバチ類完成巣数(全種密度)の重みづけ平均に対する密度依存性をしらべた。

	S	S_e	S_L	S_{nn}	S_{pr}	S_r
回帰係数(b)	0.45	0.06	-0.15	0.01	0.46	0.08
相関係数(r)	0.40	0.85	-0.27	0.02	0.88	0.20
プロット数	4	4	4	4	4	4
P	ns	ns	ns	ns	ns	ns

表3-21 オオカバフスジドロバチの卵から成虫羽化までの生存率の空間変動性を規定する主要因の分析。生命表データからサンプル数が5以上の小生息場所が4ヶ所以上あった世代について解析した。

	1981年第二世代(5ヶ所)		1983年第一世代(4ヶ所)		1984年第二世代(8ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵期生存率	0.05	0.96	0.51	0.99	0.01	0.63
幼虫期生存率	0.16	0.58	-0.20	-0.60	0.55*	0.84
ドロバチヤドリニクバエからの生存率	0.09	0.57	-0.09	-0.55	0.34	0.70
前蛹期生存率	0.45*	0.96	0.84*	0.97	0.24	0.55
モンオカバミ(前蛹期)からの生存率	0.08	0.35	-0.03	-0.36	0.05	0.05
蛹期生存率	0.34	0.72	-0.16	-0.36	0.19	0.55

*: 変動主要因

による寄生)に限って依存性が認められ、その他の発育段階では密度非依存的であった。

以上の事実から、ドロバチヤドリニクバエの寄生圧が、オオカバフとオオフタオビの卵から成虫までの死亡率の年次変動性を規定しており、オオフタオビについてはそれが時間的に密度依存的な作用をもおよぼしていることが示された。

3-3-3 死亡率の空間的変動

第2章では、各種カリバチ類の空間的な分布様式の一様化がもたらされるステージを検討した。その結果、小生息場所当り営巣密度の高い3種(オオカバフ、ジガバチモドキ類数種、およびチビドロバチ)では、発育段階における死亡過程において、また営巣密度の低い3種(オオフタオビ、ヤマトハムシドロバチ、およびフタスジスズバチ)では、成虫期の営巣場所選択過程において、それぞれ空間的な個体数分布の一様化が認められ、それぞれのステージにおいてなんらかの空間的な密度依存要因がはたらいていたことが予測された。本項ではこの点について、具体的にどのような死亡要因が空間的に密度依存的にはたらいていたのかを検討するとともに、空間的な死亡率の変動性を規定する変動主要因を検出する。

表3-21はオオカバフの卵から成虫までの生存率の空間的な変動性を規定する主要因を分析したものである。各発育段階における生存率、およびドロバチヤドリニクバエとムモンオオハナノミの寄生からの生存率について、卵から成虫までの生存率との直線回帰をとり、その回帰係数(b)と相関係数(r)をもとめた。回帰係数がより大きい要因が変動主要因と推測される。回帰分析に用いたのは生命表データのサンプル数が5以上の小生息場所であり、このような場所が4ヶ所以上あった世代についてのみ解析をおこなった。このような解析法は、以下で述べる諸種についても同様に適用した。

表3-21に示したオオカバフの3世代についての結果は、変動主要因が前蛹期の場合が2例、幼虫期の場合が1例であった。前蛹期の死亡要因

のうちこの変動に寄与していたのは、前蛹期の主要な2つの死亡要因のうちムモンオオハナノミの寄生ではないことが表から明らかであり、変動主要因は不明死亡であると推測される。一方幼虫期死亡の変動性はほとんどドロバチヤドリニクバエの寄生率に規定されていることが、表中の幼虫期生存率とハエ寄生率とで回帰係数が類似していることからわかる。

表3-22には、オオカバフの生存率の空間的な密度依存性を検討した。各発育段階における生存率、ドロバチヤドリニクバエとムモンオオハナノミの寄生からの生存率、および卵から成虫までの生存率について、各小生息場所における全種密度（全種の総完成巣数）との直線回帰をとり、その回帰係数(b)と相関係数(r)をもとめた。密度として全種密度を用いたのは、各種カリバチに対する主要な死亡要因が種間で共通しており、またその営巣場所および営巣時期ともに種間で重複する場合がほとんどであったため、死亡要因の密度反応はその種の密度に対してではなくカリバチ類全体としての営巣個体数に対してはたらくと考えられたからである。さて、表3-22によれば、回帰係数が常に負であるような、一貫して密度依存性を示す要因としてドロバチヤドリニクバエの寄生があげられることがわかる。ハエの寄生がはたらく幼虫期以外の発育段階における生存率はいずれも一貫した密度反応を示さず、密度非依存的であった。特に1983年第1世代には卵から成虫までの生存率の回帰係数が正の値となり、この世代においては卵期から成虫期にかけての個体数分布の空間的な安定化自体が得られていないことがわかった。

以上のことからオオカバフの空間分布の安定化をもたらす密度依存要因としてはドロバチヤドリニクバエによる寄生率が重要であり、世代によってはこれが変動主要因にもなっていることが明らかとなった。

表3-23はオオフタオビの空間的な変動主要因分析の結果である。1981年にはドロバチヤドリニクバエの寄生が、1983年にはノミバエの寄生が、そして1984年には前蛹期の不明死亡がそれぞれ変動主要因となっていた。ただし1984年については前蛹期の死亡は全部で5個体（幼虫期は28個体）であり、実質上幼虫期のドロバチヤドリニクバエによる

表3-22 オオカバフスジドロバチの生存率（ドロバチヤドリニクバエ（幼虫期）およびムモンオオハナノミ（前蛹期）からの生存率をふくむ）の各小生息場所の全種密度に対する空間的密度依存性の検出。

	1981年第二世代(5ヶ所)		1983年第一世代(4ヶ所)		1984年第二世代(8ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵から成虫羽化までの生存率	-0.28	0.28	0.51	0.63	-1.77*	0.78
卵期生存率	-0.02	0.44	0.23	0.53	-0.02	0.47
幼虫期生存率	0.08	0.30	-0.28**	1.00	-1.01	0.68
ドロバチヤドリニクバエからの生存率	-0.01	0.04	-0.12	0.92	-0.55	0.50
前蛹期生存率	-0.12	0.27	0.40	0.56	-0.35	0.35
ムモンオオハナノミからの生存率	0.13	0.60	0.04	0.46	0.04	0.02
蛹期生存率	-0.21	0.45	0.16	0.46	-0.39	0.49

*: $P < 0.05$

** : $P < 0.01$

表3-23 オオフタオビドロバチの卵から成虫羽化までの生存率の空間変動性を規定する主要因の分析。生命表データからサンプル数が5以上の小生息場所が4ヶ所以上あった世代について解析した。

	1981年(14ヶ所)		1983年(15ヶ所)		1984年(6ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵期生存率	-0.01	0.01	0.92*	0.90	0.15	0.54
ノミバエ科の一種(卵期)からの生存率	0.03	0.08	0.89	0.87	-0.01	0.04
幼虫期生存率	0.79*	0.85	0.04	0.10	0.40	0.77
ドロバチヤドリニクバエからの生存率	0.39	0.52	0.06	0.15	0.13	0.51
前蛹期生存率	-0.02	0.08	0.07	0.25	0.54*	0.93
蛹期生存率	0.24	0.47	-0.02	0.23	-0.08	0.54

*: 変動主要因

寄生が主要因であろう。表3-24はオオフタオビの空間的密度依存性の検出結果である。一貫して回帰係数が負の値であったのは幼虫期のドロバチヤドリニクバエの寄生であり、もう一つの主要な死亡要因であったノミバエの寄生圧は、密度独立かもしくは逆依存的にはたらいていた。

このようにオオフタオビの発育段階における生存率の空間的な変動主要因は、2種の寄生バエであった。特にドロバチヤドリニクバエは統計的な有意性は低いものの常に密度に依存した作用を示した。卵から成虫までの生存率はきわめて弱い密度依存性しか示さず、卵から成虫にかけての生存過程における個体数の空間的な安定化はほとんど得られていないことが明らかとなった。

表3-25は3種のカリバチについての空間的な変動主要因の分析結果である。ジガバチモドキ属数種ではドロバチヤドリニクバエの寄生が、チビドロバチではノミバエの寄生が、またヤマトハムシドロバチではナミハセイボウの寄生が、それぞれ明らかな変動主要因となっていた。表3-26は、この3種の各発育段階における生存率の空間的な密度依存性をみたものである。ジガバチモドキ属数種およびチビドロバチでは卵から成虫にかけての生存率に密度依存性が認められ、両者においてドロバチヤドリニクバエの寄生率が強い密度依存性を示した。ヤマトハムシドロバチでは、卵から成虫にかけての密度依存性も、また各寄生者の作用の密度依存性もほとんど認められなかった。むしろもっとも主要な死亡要因であった単食性寄生者のナミハセイボウによる寄生率には、密度逆依存性がみとめられた。Yamada (1987)および山田 (1990)は、イラガに対する単食性寄生者イラガイツツバセイボウの攻撃がやはり空間的に密度非依存もしくは密度逆依存的にはたらくことを示し、その理由としてセイボウのような寡産性寄生者の場合、寄主に対する重複産卵を避けるため、寄生者がパッチ間を密度依存的に移動することをあげ、モデルによってその仮説の正当性を証明している。ここでのヤマトハムシドロバチに対するナミハセイボウの密度逆依存的な寄生率もこれと同じ説明が適用できるだろう。

このように、他のカリバチ類と異なり5月という早い時期に発生する

表3-24 オオフタオビドロバチの生存率の各小生息場所の全種密度に対する空間的密度依存性の検出。

	1981年 (14ヶ所)		1983年 (15ヶ所)		1984年 (6ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵から成虫羽化 までの生存率	-0.06	-0.10	-0.02	-0.05	-0.16	-0.08
卵期生存率	0.04	0.17	-0.01	-0.03	0.43	0.72
ミバエ科の一種(卵期) からの生存率	0.05	0.23	-0.00	-0.01	0.50**	0.93
幼虫期生存率	-0.02	-0.05	-0.07	-0.37	-0.21	-0.20
ドロバチ科の一種(幼虫期) からの生存率	-0.04	-0.09	-0.05	-0.30	-0.03	-0.05
前蛹期生存率	-0.06	-0.44	0.02	0.19	-0.30	-0.24
蛹期生存率	-0.01	-0.04	0.03**	0.67	-0.08	-0.24

** : $P < 0.01$

表3-25 3種カリバチにおける卵から成虫羽化までの生存率の空間変動性を規定する主要因の分析。生命表調査をおこなった7種のうちサンプル数が5以上の小生息場所が4ヶ所以上あった種について解析した(1983年)。

	ミバエ科の一種 spp. (24ヶ所)		ドロバチ (6ヶ所)		ミバエ科の一種 (5ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵期生存率	-0.00	-0.00	0.75*	0.97	0.14	0.43
ミバエ科の一種(卵期) からの生存率	-0.01	-0.02	0.75	0.96	-	-
幼虫期生存率	0.67*	0.75	0.22	0.92	0.86*	0.95
ドロバチ科の一種(幼虫期) からの生存率	0.65	0.74	0.22	0.92	-	-
ミバエ科の一種(幼虫期) からの生存率	-	-	-	-	-0.25	0.70
ミバエ科の一種(幼虫期) からの生存率	-	-	-	-	1.21	0.96
前蛹期生存率	0.33	0.57	0.04	0.28	-	-

* : 変動主要因

表3-26 3種カリバチにおける生存率の空間的密度依存性の検出。密度パラメータとしては、ヤマトハムシドロバチでは単独種密度を、他の2種では全種密度をそれぞれ採用した。本文参照。

	ジガバチ [*] 属 spp. (24ヶ所)		チトドロバチ (6ヶ所)		ヤマトハムシドロバチ (5ヶ所)	
	b	r	b	r	b	r
卵から成虫羽化 までの生存率	-0.19 [*] ~-0.47		-1.05~-0.48		0.73	0.18
卵期生存率	0.04	0.26	-0.63~-0.38		0.55	0.70
ノミバエ科の一種(卵期) からの生存率	0.04	0.26	-0.61~-0.36		-	-
幼虫期生存率	-0.17 [*] ~-0.47		-0.38~-0.75		0.55	0.70
ドロバチ [*] リンバエ(幼虫期) からの生存率	-0.15 [*] ~-0.42		-0.38~-0.75		-	-
ハムシドロバチ [*] リンバエ(幼虫期) からの生存率	-	-	-	-	-0.11~-0.35	
ナメバエ(幼虫期) からの生存率	-	-	-	-	0.75	0.69
前蛹期生存率	-0.06~-0.28		-0.03~-0.11		-	-

^{*}: P<0.05

ヤマトハムシドロバチは単食性寄生者のナミハセイボウと特殊な寄主-寄生者関係を結んで、おそらく成虫期の移動分散を通じて個体数調節をおこなっていたのに対し、ジガバチモドキ属数種およびチビドロバチではおもに広食性寄生者であるドロバチヤドリニクバエの密度依存的な寄生圧によってその個体群の空間的な安定化が達成されていた。

3-4 論議

3-4-1 寄生回避戦略

ハチ類における寄生者の寄生圧は、これまでおもに真社会性の進化をもたらす外的な要因として位置づけられ、重要視されてきた (Evans, 1977; Andersson, 1984)。ハチ類における社会性進化は、単独性から同世代の雌同士の協力の段階（半社会性）を経て不妊のワーカーをもつ真社会性がもたらされたとする説（半社会性経由仮説）と、雌成虫とその子世代との出会い、および協力の段階（亜社会性）を経てきたとする説（亜社会性経由仮説）の少なくとも二つの説がある (Michener, 1958, 1969, 1985; Brockmann, 1984; Nonacs, 1988)。半社会性経由仮説においては、外敵からの巣の防衛の必要性、および集団営巣個体間の近縁度の高さによって利他的行動の進化がもたらされたとされている (Lin, 1964; Michener, 1969; Wilson, 1971; Lin & Michener, 1972; West-Eberhard, 1978)。一方、亜社会性経由仮説では、おもにハチ類の半倍数性と血縁淘汰が組合わさって、完全に不妊のワーカーが進化したという説明が一般的であるが (Hamilton, 1964)、この場合においても天敵の圧力が社会性進化の初期段階においては重要な役割を果たしたとされてきた (Michener, 1969; Wilson, 1971; Evans, 1977)。社会性進化と天敵圧の関係に関するアプリアリな論議は、以上のようにこれまでに多くなされている。しかし、その一方で、社会性が外敵に対する防衛効果をたしかに有していることを実証的に示した研究は少ない。社会行動の、同種他個体の乗っ取りに対する防

衛効果については、最近比較的多くの研究がなされているが (Gamboa, 1978 など)、捕食者や寄生者からの防衛効果については Sakagami & Maeta (1977) や Hager & Kurczewski (1985) など少数の断片的な報告をおこなっているにすぎない。

Itino (1986) は、亜社会性のオオカバフと単独性のオオフタオビの2種間で各死亡要因による死亡率を比較し、ドロバチヤドリニクバエやノミバエによる寄生率が、オオカバフにおいて、より低いことを見いだした。この理由としてはオオカバフの雌成虫が卵の孵化後も育児室を封じずに幼虫の保護をおこなうためであると思われる。具体的には、ノミバエ成虫は寄主の卵を吸汁することにより卵を成熟させるため、必ず寄主卵の存在している育児室の天井付近の開放空間へ出なければならず、その時にオオカバフ雌成虫に発見される確率が高い。オオカバフ雌成虫が、自分の産んだ卵が吸汁されているのに気づかずに育児室を封じないかぎり、ノミバエ成虫は、寄主卵の吸汁前もしくは吸汁後に発見されて巣外へ排除されたりかみ殺されるのであろう。一方、ドロバチヤドリニクバエの場合は、微細な幼虫が育児室内の餌の間などに巧妙に隠れるため、オオカバフ雌成虫の保護も完璧なものではなかった (表3-3)。しかし、外役から戻って巣内に入ってから再び外出するまでの時間を長くすることによりドロバチヤドリニクバエの侵入確率を下げたり (入口での待ち時間が長くなると、ハエは飛び去ってしまったり、ハチが外出しても正しく侵入できない頻度が高くなった)、外役時間自体を長くして、巣口付近で巣口を注視し続けることにより次のハチの帰巣を待ち受けているハエがあきらめて飛び去る確率を上げたりすることによって、オオカバフはハエの侵入を防いでいた。また、巣内のハエ幼虫をかみつぶす行動も同じ亜社会性のカバフでは観察されており (岩田, 1975)、オオカバフもこのような侵入後の防衛をおこなっている可能性が高い。

このような Itino (1986) の結果に加えて、本章の他の7種のカリバチに関する結果から、カリバチ類の寄生回避戦略について、より広い観点からの考察が可能となった。すなわち、オオカバフなどの亜社会性種のみが寄生回避しているわけではなく、カリバチ類が各種各様の

方法で寄生回避をおこなっていることが明らかとなった。オオカバフヤカバフでは雌成虫による幼虫の保護によって、オオツヤクロジガバチでは雄成虫が雌の外役中も巣内で防衛にあたることによって、それぞれ寄生率を下げていた。一方、オオフタオビやフタスジスズバチは、寄生者数の多い小生息場所から移出することによって寄生者の存在自体から逃れようと努力していた。以上あげた5種については卵から蛹までの生存率がいずれも60-80%と高いレベルにあり、これらの寄生回避戦略が一定の効果をもっていること、および一見多産にみえるオオフタオビやフタスジスズバチも、移動戦略をとることによる様々なコストによって、その潜在産卵数の実現が抑制されていることが示唆された。ヤマトハムシドロバチについては、発生時期を他のカリバチ類と違えることにより、主要な広食性寄生者の攻撃からは逃れていたが、寄主特異性の高い別の2種の寄生者によって大きな寄生圧を受けていた。生命表調査をおこなった9種のうち、残りの3種、すなわちチビドロバチ、ルリジガバチ、およびジガバチモドキ属数種は、ヤマトハムシドロバチとともに卵から蛹までの生存率が10-40%と低かった。これらの種はカリバチ類の営巣密度の高い場所に集中して営巣する傾向があり、1日に1~2卵という速いペースで産卵をおこなった。このような定着的、かつ多産的な繁殖方法は、被寄生率を低下させえないという意味では寄生回避戦略とは言いがたいが、多産になることで寄生を逃れる次世代個体を少しでも多くするという点において、これもまた一つの生存戦略といえるだろう。

従来ハチ類の営巣にかかわる諸行動が寄生回避に役立っているという報告はいくつかなされている。すなわち、雄の営巣への協力 (Peckham, 1977)、巣内の空室の存在による寄生者の侵入確率の低下 (Tepe-dino, McDonald & Rothwell, 1979)、偽坑の存在 (Tsuneki, 1963; Evans, 1966a)、巣口への厚い壁の設置 (Trexler, 1985)、寄生者に定位された際の営巣場所の放棄、変更 (岩田, 1975; 遠藤, 1980; Endo, 1981; Rosenheim, 1988)、営巣活動の時間帯の寄生者活動時間帯との非同時性 (遠藤, 1980; Rosenheim, 1989)、巣が完成してから餌を運び込むまでの時間の延長 (Rosenheim, 1989)、寄生者の集合反応 (aggre-

gative response)を避けるための低密度場所での営巣 (Rosenheim, 1989)、および寄生者の攻撃能力を越える数の個体が同時営巣をおこなうこと (遠藤, 1980; Weislo, 1984)などの諸行動が、寄生回避に実際役立っているという報告がなされている。本研究の結果も含めると、このように多様な対寄生者適応がハチ類に認められるという事実は、ハチ類にとっての寄生者による淘汰圧がきわめて大きいことを示唆するものであろう。

以上みてきたようなさまざまな寄生回避戦略のうち、特に移動分散行動はどの種にも普遍性が高く、もっとも重要な寄生回避手段である。第2章で明らかにしたように、オオカバフおよびオオフタオビの個体数の年次変動における変動主要因および密度依存要因はおもに成虫期の産卵過程に存在していた。このことは、両種において成虫期の移動が密度依存的におこることによって世代間の個体数の安定化が達成されていることを示唆している。すなわち、上記のようにさまざまな寄生回避戦略をとっていたカリバチ類諸種も、小生息場所の密度が上昇すれば、いずれその場所にとどまるよりも移動するほうが有利となり、最終的にはその小生息場所から移出することによって個体の適応度の増加を図るものと思われ、その結果として、個体群の密度依存的な調節が達成されていた。岩田 (1940)は、さまざまな種の単独性ハチ類によって形成される集団営巣場所は、年月を経るにしたがって次第に多くの寄生者を引き寄せ、ついにはその寄生圧のためにハチ類の営巣密度が急激に落ちるのが一般的であることを示し、ハチの移出行動がこの密度の低下に対して重要な役割を果たしていることを示唆した。

結局、このような移動分散行動を誘発する臨界密度が種間で異なっているにすぎないと考えれば、寄生回避戦略の多様性も究極的には移動行動に収束することになる。しかも、各種カリバチの小生息場所当り平衡個体数が異なっていた理由もこのような移動の臨界密度の相違から説明できる。このことについては第6章の総合考察でより詳しく論議する。なお、ハチ類のなかでも、社会性の高度に発達したものは、移動という消極的な寄生回避法をほとんど採用することなく個体群を存続させていると思われ、その個体群動態のメカニズムは本研究であ

つかった単独性および亜社会性のハチ類とは異なるものであろう。

以上述べてきたような、寄生回避戦略における適応放散現象、およびその中での移動行動の重要性に加えて、本章で明らかになったもう一つの事実として、これらの寄生回避行動が、おもに各ハチに共通の広食性寄生者に対してのものであったということがあげられる。特に、ドロバチやドリニクバエおよびノミバエの寄生はきわめて重要であった。これまで、昆虫類における寄主と寄生者の個体群動態、および理論モデルに関する研究はおもに単食性、もしくは狭食性の寄生者と寄主の間での1対1の関係についてなされてきた(Hassell, 1978; 1986など)。この理由は、侵入害虫に対する生物的防除をおこなう際、その害虫のみを攻撃する天敵のほうが成功率が高く、応用上の研究価値が高かったこと、およびモデル作成の上でも1種対1種の単純な系のほうが作りやすく、また結果の解釈もしやすかったためと思われる。一方、昆虫の寄主-寄生者間の共進化的関係についての実験および理論的な研究もおもにこのような1対1の関係についてなされているのが現状である(Bouletreau, 1986)。しかし、本研究でも示されたように、自然界では完全に単食性である寄生者は少ないのが普通であり(Zwölfer, 1971; Hassell, 1978; Stary & Rejmanek, 1981; Lawton, 1986; Askew & Shaw, 1986)、むしろどの寄主に対しても強い淘汰圧を与えうるような広食性寄生者が存在する場合が多いと思われる。本研究の結果は、このような広食性寄生者こそが捕食性カリバチ類の個体群動態を左右していること、およびこれに対する寄主の戦略が種間でみごとに適応放散していたということを示した。

これと関連して Lawton (1986)は、広食性寄生者こそが植食性昆虫群集の構造と動態を規定しているという可能性を、豊富な事例と緻密な論理で示唆した。彼は、従来の植食性昆虫類の多くの研究にみられるニッチェ分割の事例(Lawton & Strong, 1981; Cornell, 1983; Gilbert, 1984)と、その一方で植食性昆虫類において食物をめぐる種内および種間競争がほとんど認められない事実(Lawton & Hassell, 1984; Strong, Lawton & Southwood, 1984)とを統一的に説明する原理として、外敵の攻撃による淘汰圧が種間のニッチェ分割をもたらした

主要因であるという仮説をたてた。彼は、過去の諸研究において、同一種もしくは近縁種の被攻撃率が、植物上の位置の相違、植食性昆虫の形態の相違、時期の違い、および寄主植物種の相違などによって大きく変動する事実を豊富に示すことによって、自然界では寄生圧の低い場所が時間的、空間的に普遍的に存在していることを示し、植食性昆虫はそのようなニッチをめぐって競争している可能性が高いことを示唆している。しかし、彼も指摘しているようにこの分野はまだ理論的研究および実証的研究ともにまったく未開拓の状態であり、その理論を洗練されたものにしていく上で今後多くの研究が必要とされている。このような意味において、本研究における広食性寄生者の寄主群集に対する攻撃様式の時間的、空間的な変動性、および寄主側の寄生回避戦略の多様性に関する結果は、Lawton (1986)の仮説に対して多くの示唆をもたらすものといえる。

広食性寄生者の中でも、特にドロバチヤドリニクバエは、寄主群集に対して空間的に一貫した密度依存作用を示すことを通じて、寄主群集の動態を大きく左右していた。次節では、この点についてより詳しく考察する。

3-4-2 ドロバチヤドリニクバエによる寄生の空間的パターン

Itino (1988)は、オオカバフとオオフタオビについて、ドロバチヤドリニクバエの寄生率の空間的パターンが、種間および世代間でどのように異なるかを調べた。その要約は以下のとおりである。

まず、両種とも世代によって空間的密度依存性のパターンが変化した。平均寄生率の低い世代においては、寄主密度の高い小生息場所ほど寄生率が高くなった（密度依存）のに対し、平均寄生率が高い世代においては、寄生率は小生息場所当りの寄主密度の高低にかかわらずほぼ一定であった（密度非依存）。これらの傾向は両寄主ともに認められ、寄生率の基本的な空間的パターンは2種の寄主間で類似していた。

世代によって寄生の空間的パターンが違っていった理由を理解するために、ハエ成虫が小生息場所間でどのように空間分布しているかを、

平均寄生率が低い世代について調べた。ハエが少なくとも1個体発見される確率は、寄主密度の高い小生息場所ほど高く、寄主の多い小生息場所にハエが集まってくる（集合反応がみられる）ことがわかった。

しかし、Iwao (1968)の平均-平均こみあい度関係を用いた方法で空間分布を解析すると、ハエ成虫は空間的に正の二項分布をしており、互いにある程度以上こみあわないように小生息場所を選んでいることがわかった。小生息場所当り最大収容ハエ数は4.05個体と推定された。

平均寄生率の高い世代においては、寄主を探索するハエの個体数が多いため、寄主密度の高い小生息場所でハエ同士の相互干渉が頻繁におこると考えられる。この干渉を避けるためにハエが寄主密度の低い小生息場所へ移動分散することによって、寄生率がどの小生息場所でも同じレベルになった(Itino, 1988)。

Rosenheim (1990)は、Itino (1988)を、寄生率の空間分布とともに寄生者の空間的な寄主探索様式をもとらえ、かつそれを数世代にわたって調べた数少ない研究の一つであると位置づけた上で、その解析法の不適切さを指摘している。すなわち、調査方法の節(3-2)に述べたようなデータのグルーピングによって、空間的な解析に時間的なノイズが加わってしまい、結果の普遍性が失われる可能性があるとした。彼は、Itino (1988)の原データを世代毎に再解析し、その結果を二つの表にまとめている。そこでは寄生者が寄主密度の高い場所に集合するという傾向は明らかに認められたのに対し、寄生率の空間的密度依存性は、2種の寄主の10世代について分析した中で2世代のみで検出され、それ以外はすべて有意な密度関係が認められなかったことが示されている。この有意性の検出力の悪さはItino (1988)の指摘したようにサンプル数の少なさによっていると思われる。しかし、有意な密度依存性が認められたオオカバフの1982年第2世代およびオオフタオビの1980年世代はいずれもドロバチヤドリニクバエによる寄生率がもっとも低かった世代であり、この結果はItino (1988)の結果を支持するものといえる。

従来、寄生者による寄生率の空間的な密度依存性が多くの場合認められ、これが寄主-寄生者相互の個体数変動の安定性をもたらす重要

な要因であるとの見解が主張されてきた(たとえば Hassell & May, 1974; May, 1978; Comins & Hassell, 1979; Chesson & Murdoch, 1986)。しかし、近年の野外における寄生率の空間分布に関する多くの研究例は、密度依存性の検出に失敗しており、むしろ逆依存的な関係の認められる例も多いことが知られてきている(Morrison, Lewis & Nordlund, 1980; Morrison & Strong, 1980, 1981; Hassell, 1982; Stiling & Strong, 1982; Stiling, 1987; Walde & Murdoch, 1988)。すなわち、寄主密度の高いパッチに寄生者がより多く集中しやすいといういわゆる寄生者の集合反応は、ほとんどの寄生者について認められるのに対し、寄生率の密度依存性についてはそのような普遍的な傾向は認められない(Hassell, 1982; Lessells, 1985)。この理由として、Yamada (1987)および山田 (1990)は寡産性寄生者による最適パッチ利用戦略の特殊性を、Hassell (1982)および Lessells (1985)は寄生者の機能の反応の上限の存在を、また Heads & Lawton (1983)は密度依存性を検出するための空間的な単位パッチの大きさの設定方法の不適切さをそれぞれあげている。しかし、ドロバチやドリニクバエの場合、雌成虫の蔵卵数は多く(岩田 (1978a)は本種の体内における成熟卵数の平均が57卵であることを示している)、多産性寄生者に分類される(Price, 1975)。また、寄生者の寄生可能寄主数に限界があることにより、密度非依存や逆依存的な寄生率が得られるという、モデルのシミュレーションによる Hassell (1982)らの結論に照らしても、本寄生者の場合、その成熟卵の多さ、および処理時間の短さからこの説明は当てはまらないであろう。一方、単位パッチのとり方は、本研究の場合きわめて明確に区別しうる小生息場所を単位にしているので問題はない。

オオカバフおよびオオフタオビに対するドロバチやドリニクバエの寄生の空間的な密度依存性が世代毎に変化したのは、各小生息場所におけるハエ同士の相互干渉、およびそれを避けようとするハエの密度依存的な移出行動によるものであった(Itino, 1988)。捕食者や寄生者が寄主密度の高い場所に集中することにより、捕食者間での相互干渉が高まり、それに伴って餌獲得効率が下がることは Hassell & Var-

ley (1969)や Hassell (1978)によってすでに示され、この要因が寄主-寄生者系の安定性をもたらすというシミュレーション結果も得られている (Hassell & Waage, 1984)。しかし、この相互干渉を寄生者の移出と結び付けた具体的な研究はほとんどないし (Hassell, 1971)、またそれを寄生率の空間的な密度依存性の有無を左右する要因として位置づけた研究もない。寄主が各パッチ内で集中して分布する場合、このような寄生者の相互干渉は頻繁に起こると考えられ、この寄生者間の相互干渉の問題は、寄生者密度の高いパッチにおける既寄生寄主の存在確率の増大 (Cook & Hubbard, 1977; Hubbard & Cook, 1978; Free, Beddington & Lawton, 1977; Beddington, Free & Lawton, 1978)とともに、寄生者の密度依存的移動を引き起こす要因として、また寄主-寄生者系の空間的および時間的な動態に大きな影響を与える要因として、今後野外におけるより詳細な実験的研究が望まれる。

ここで、これまでの寄主-寄生者関係に関する研究を概観し、そこでほとんど扱われてこなかった3つの問題点のうち、上に述べた寄生者間の相互干渉による移動分散問題以外の2点について、その重要性を指摘しておきたい。その第1点は、野外における寄主-寄生者系の空間分布の実態を把握することの重要性についてであり、もう1点は広食性寄生者のはたらきを評価することの重要性についてである。従来、昆虫類の寄主-寄生者関係に関する研究は実験室内の閉鎖環境における個体数の変動や寄生者の行動に関する結果をもとにした理論モデルによって推進されてきたといっても過言ではない。世代が分割されている昆虫個体群を扱う場合、Nicholson & Bailey (1935)によって提案された差分型の寄主-寄生者の個体数変動モデルが有用であるとの認識から、このモデルに実験室内の寄主-寄生者関係にみられるさまざまな要因を付け加えることによりこの分野の理論的な研究は進んできた。寄主のこみあい効果 (Beddington, Free & Lawton, 1975)、寄生者の相互干渉 (Hassell & Varley, 1969)、寄生者の攻撃能力の限界 (Royama, 1971; Rogers, 1972)、および寄生率の空間的な変動性 (Hassell & May, 1973; Beddington, Free & Lawton, 1978)などについてのパラメータが付加されることにより、モデルは現実の世界をより正しく反映

したものに近い。しかし、野外における寄生の空間分布、特に寄生者の移動分散行動も含めた寄主-寄生者系の空間的な動態については、野外の実態に関する資料があまりに不足しているため、寄生者の特性（たとえば最適採餌戦略）をアプリアリに仮定したモデルは存在するものの (Hassell & May, 1974; May, 1978; Comins & Hassell, 1979; Lessells, 1985 など)、野外の実態に即した現実的なモデルは作られていない。最近の野外における寄主-寄生者関係に関するいくつかの研究例は、寄主にとっての時間的、空間的な隠れ場所の存在や、寄生者の空間的に不均一な攻撃様式が、寄主-寄生者系の存続にとって重要であることを示しており (Reeve & Murdoch, 1985, 1986)、今後モデルや室内実験のような演繹的なアプローチとともに、野外での実態を解明するための緻密な野外研究および野外実験が要求される。本研究における野外のカリバチ群集およびその寄生者群集の動態に関する結果は、加藤 (1986) などとともにこの分野に一石を投じるものである。

一方、これまでのこの分野の理論的研究において軽視されてきたもう一つの要因として、広食性捕食（寄生）者の問題がある。Kuno (1987) は、捕食（寄生）者による寄主個体群の密度調節がきわめて成立しにくいことを、従来の室内や野外における諸研究、およびこれまで提示されているあらゆる要因を組み込んだモデルをシミュレートした結果からみちびいている。しかし、ここではそのような否定的な彼の結論をとりあげるのではなく、彼が唯一寄主個体群を調節する可能性のある要因として、広食性捕食者をあげていることに注目したい。非常に優勢な広食性捕食（寄生）者が常に存在していれば、ある餌種の個体数が増加し始めたときにいち早く餌種の変更をおこなうことにより、その餌種の大発生を抑止し、個体数の調節要因となりうるだろう。このような可能性は、本研究におけるドロバチやドリニクバエの作用に認められた。生態学的にみて、このような広食性捕食者、寄生者の重要性は明白であり、これもまた今後の野外研究の望まれる分野である。

最後に、カリバチ類の被寄生率の空間的な密度依存性について、従来の研究例と本研究とを比較しながら、カリバチ類群集における寄生

庄の密度依存性の普遍性、およびそれに対するカリバチ側の対抗戦略について述べたい。Stiling (1987)によれば、膜翅目における寄生率の密度依存性は、過去の14例の研究のうち8例において認められている。密度非依存が6例、逆依存の例はなかった。一方、Rosenheim (1990)によれば、空間的な寄生率の密度依存性が検出されたのは、カリバチ類の13例のうち8例、密度非依存が3例、そして逆依存が2例であった。一方、寄生者の寄主密度に依存した探索行動（集合反応）が認められたのが4例、認められなかったのが2例であった。一般に寄生性昆虫において寄主の密度に逆依存した採餌行動の例は知られていない (Lesells, 1985; Rosenheim *et al.*, 1989)。

このように多くの場合、カリバチ類の営巣密度に対して寄生者は行動的には密度依存的に集合するのが一般的であった。またその寄生率の空間分布も一般には密度依存的であることが多かったが、これは必ずしも普遍的な事実とはいえず、逆依存の例も存在した。しかも、上記の研究例で密度依存性が認められた中には Freemanらによっておこなわれた、ヒメコバチ科の *Melittobia* 属による各種の単独性カリバチ類に対する寄生率に関する研究が多く含まれている (Freeman, 1973, 1976, 1977, 1981; Freeman & Parnell, 1973; Freeman & Taffe, 1974; Freeman & Jayasingh, 1975; Freeman & Ittyeipe, 1976; Taffe, 1979)。これらの研究においては、Trexler (1985)および Rosenheim *et al.* (1989)が指摘したように、世代内の寄生者による空間的な密度依存的集合反応は認められず、空間的な寄生率の密度依存性はむしろ寄生者の小生息場所への時間的（何世代もかけての）累積効果によってもたらされたものである。本研究においてもノミバエの寄生はこのような時間的な累積効果によってその寄生率が変化した。しかし、そのメカニズムがどのようなものであったにせよ、カリバチ個体群において空間的な寄生率の密度依存性がかなり普遍的に見いだされていることに間違いはない。このことは、空間的に密度依存的にはたらく寄生庄が寄主個体群の動態を直接的、および間接的に左右しているという本研究の結果が、カリバチ類一般へ適用可能であることを示すものといえる。

ただし、上記の諸研究例の中で密度依存性が検出されなかった例についても検討しておく必要があるだろう。Rosenheim (1990)は、カリバチ個体群に対する寄生率に空間的な密度非依存および逆依存の例が認められた理由として次の5つの可能性を示唆している。

①寄生者の機能の反応の限界（寡産性寄生者の卵の枯渇、および寄主が寄生回避戦略を講じることによって寄生者の処理時間を延長させることによる）

②寄生者の混乱（他のカリバチおよび寄生者個体の存在により、寄生者の特定の寄主への注意が阻害される：Alcock, 1974; Endo, 1980; Hager & Kurczewski, 1985; Itino, 1988）

③積極的な集団防衛効果（複数のハチが寄生者を攻撃する：Thorp, 1969など）

④利己的な群れ（集団の縁の部分よりも内部の方が寄生者の攻撃からより安全なため各個体が内部へ入ろうとして形成された集団：Hamilton, 1971; Weislo, 1984; Larsson, 1986）

⑤寄生者の早期発見

このうち、①はハチの集団サイズが大きくなることによって寄生者の寄生能力が限界に達することを、また②から⑤は、ハチが集団サイズを大きくすることによって寄生者の攻撃に対する防衛効果を高めていることをそれぞれ表している。

本研究においては、5種のカリバチについて各寄生者による寄生率の空間的密度依存性を調べた結果、以下ようになった。ドロバチヤドリニクバエの寄生率は、寄主である4種のカリバチの8世代について調べたうち、8世代すべてにおいて密度依存性の回帰係数が負（密度依存）であった（うち、オオカバフの1世代およびオオフタオビの2世代は非常に弱い相関しか認められなかった）。またノミバエは3種5世代中、回帰係数は正が3例、負が2例、ムモンオオハナノミは1種3世代中、3世代とも回帰係数が正であった（うち1世代は弱い相関）。ヤマトハムシドロバチのみに寄生したナミハセイボウおよびハムシドロバチヤドリバエについては、それぞれ回帰係数は正、および負であった。

このうちムモンオオハナノミは寄主成虫に直接幼虫が便乗するため、

寄生者の集合反応は原理的に起こり得ないため論議からは除外する。ニクバエおよびヤドリバエでは多少とも密度依存的な傾向が認められ、ノミバエおよびセイボウでは密度非依存、もしくは密度逆依存的であった。まず前2者については、多産性寄生者であり（先述）、また寄生行動に要する処理時間も短く、これが密度依存性をもたらした大きな原因であろう。しかし、Itino (1988)が示したように、寄生者密度の高い世代においてはこれらの寄生率も密度非依存的になる場合がみとめられた。この理由としては、上記②に属する寄生者相互間の干渉作用があげられた。またオオフタオビでは、小生息場所からの密度依存的な移出によって、その寄生率のかかりかたはむしろ密度非依存的になっていた。これは具体的には、オオフタオビの場合常にカリバチ類が1～数個体しか営巣していない場所でのみ営巣してすぐに移出する傾向があり、高密度営巣による寄生圧の増加は、実際はほとんど経験しないものと考えられる。

次にノミバエでは、成虫自身がハチの巣内に侵入して内部で産卵、死亡するため、空間的な集合反応は起こりにくいと思われる。実際寄生率の密度依存性は基本的に認められなかった。ただし、チビドロバチについては、1ヶ所の永続的な小生息場所においてハチの高密度営巣がみられ、この場所において累積的に個体数を増加させていたと思われるノミバエ個体群による高い寄生率が認められた。チビドロバチにおいては、この小生息場所の高寄生率の影響により、密度依存性が検出されたものと思われる。セイボウについては、山田 (1990)が示唆したように基本的に寡産性寄生者とみられ、ヤマトハムシドロバチの同時多数営巣に対して卵の枯渇のために密度逆依存性を示したのであろう。

いずれにしても、各寄生者の空間的な攻撃様式は密度依存的、もしくは密度非依存的な場合が、従来の研究例においても、また本研究の結果においても多く認められた。この結果、本研究では卵から成虫までの生存率が空間的に有意な密度依存性を示したものとして、オオカバフの1世代とジガバチモドキ属数種の2例が認められ、それ以外の4種7世代についてはいずれも密度非依存的であった。しかも、密度依存性

が有意に認められなかったこの7例についても、そのほとんどにおいて密度と、卵から成虫までの生存率の間の回帰係数が負であり、このステージにおける生存率がかなり一般的に密度依存的であることが示唆された。では、なぜハチはこのような寄生を受ける危険をおかしてまで小生息場所でかなりの高密度で集団営巣をおこなっているのだろうか。

Rosenheim (1990) は、単独性ハチ類においてしばしば観察される集団営巣性がどのような淘汰圧によって進化してきたかを、寄生圧の空間的密度依存作用あるいは逆依存作用との関連において考察した。彼の結論は、集団営巣は必ずしも被寄生率を減少させるとは限らず、より詳しい研究が必要であるという示唆的なものにとどまっているが、その論点は本章の内容と密接に関係している。すなわち、上記のように集団営巣する種は、特別な寄生回避戦略をもっていない限り被寄生率がより高くなることが本研究で示された。このような密度に依存した寄生圧の高まりは上に述べた通り、カリバチ類一般に認められる現象であり、結果的に集団営巣自体の適応的な意義は認めがたいことになる。

しかし、ここでカリバチ類が小生息場所から移出することによってこうむる損失をも考慮に入れると、この一見不利と思われる集団営巣性のもつ意味も明らかになるのではなかろうか。すなわち、ハチは積極的に集団営巣しているというよりも、移動することのデメリット（次の営巣場所の発見の困難さ）と定着することのデメリット（寄生圧の増大）とのバランスの中で移出行動をおこなっていると予測される。種ごとのおかれている生態的条件によって、その移出行動を決定する臨界密度が種間で異なることにより、結果的に集団営巣することになる種もあれば、低密度で営巣しすぐに移出する種もあるというのが実態であろう。実際、オオフタオビやフタスジスズバチなどの移動性種では、このような移動のコストのために、潜在的な可能産卵数は多いにもかかわらず、実現産卵数はオオカバフやカバフなどの亜社会性種と同程度に少ないことが示唆された。ハチはこのように、各小生息場所ごとにはたらく密度依存的な寄生圧、および好適な営巣場所の発見

確率という2つのパラメータ間のバランスによって、各種ごとに特有の方法で寄生回避のための密度依存的な移出をおこなっていると考えられた。また、それぞれの種についてみても、各小生息場所の好適度（餌の得やすさ）の違いに応じて、その移出行動を決定する臨界密度は小生息場所ごとに異なっていると思われた。これらの点については第6章で詳細に考察することにした。

端的に言えば、カリバチ類の集団営巣性は、もとをたどれば自然界におけるその適切な営巣場所の発見可能性の低さに起因していた。この集団営巣性と寄生者による空間的に密度依存的な攻撃とが複合することにより、寄生者への防衛効果を高めるための、雌成虫による子に対する保護行動や、あるいは複数個体間の共同営巣性が淘汰されてきたものと思われる。このような生態学的な要因が、ハチ類において特異的に社会性が進化することになったもっとも大きな理由であろう。

以上のように本章では、特に寄生者の空間的に密度依存的な作用をとりあげ、それがカリバチ類の個体群動態、および営巣に参与する諸行動の適応放散に対して非常に大きな影響をおよぼしていることを示した。しかし、カリバチ類の個体群に対して空間的に密度依存的な作用をもっていたのは本当に寄生圧だけなのであろうか。第4章と第5章では、特に餌と営巣場所というカリバチ類にとって重要な二つの資源に焦点を絞り、それらがカリバチ類個体群、およびその行動におよぼす影響について述べてゆきたい。

第4章 資源の時間的、空間的変動性がハチ個体群におよぼす影響

4-1 はじめに

前章まででは各種カリバチ個体群の動態について、特に寄生者群集の密度依存的な作用を中心に述べてきた。しかし、従来の昆虫個体群動態に関する野外研究では、餌などの資源をめぐる種内の競争関係こそが、個体数を密度依存的に調節しているという例が多く報告されている（植食性昆虫類：Dempster, 1971, 1983; Dempster & Pollard, 1981; Ohgushi & Sawada, 1985、クモ類：Wise, 1975, 1981、ハンミョウ類：Hori, 1982; Pearson & Knisley, 1985など）。そこで本章では、まず前半部分で4種のドロバチ（オオカバフ、オオフトオビ、カバフ、カバオビ）の資源採集行動を記載した後、後半部分では、資源をめぐる密度依存的な種内関係が、オオカバフ個体群において認められるかどうか、また資源の空間的な分布状態がオオカバフ個体群の空間的な動態にどのような影響をおよぼしているかについて検討する。

まず、この後半部分、特に餌の空間分布がハチ個体群に与える影響を研究することの意義について述べる。本研究で扱ったカリバチ類は、いずれも巣を起点として資源を探索に出かけ、資源を採集したらまた巣へまいもどる、いわゆる中心点採餌（central place foraging）をおこなっていた。このような資源採集の方法は、営巣性のほ乳類、鳥類など以外では、カリバチ、ハナバチ類などの営巣性昆虫類のみにみられるものである。従来、このような中心点採餌性動物の採餌に関する行動学的、および生態学的な研究としては、①採餌者にとって、どのような餌種メニューや餌の大きさを選択するのが適応的であるかを最適中心点採餌理論の立場から予測し、それを実際と比較検討するタイプの研究（Corvich, 1976; Orians & Pearson, 1979; Orians, 1980; Kasuya, 1982など）。②巣に持ち帰られる資源の種類や量の日周的、季節的な変動性から採餌行動のメカニズムや適応性を論じたもの（Tinbergen, 1960; Gibb & Betts, 1963; Royama, 1966, 1970など）。

および③採餌場所での行動観察の結果から、採餌行動の適応性を論じたもの (Krebs, 1974; Davies, 1977; Heinrich, 1976aなど) , などの研究がおもに鳥類について多くなされている。

このようにこの分野の研究は、これまでおもに捕食者の採餌行動の適応性についてなされてきた。特に、捕食者と餌動物の空間分布に関しては、餌動物の空間的な分布に対する捕食者側の探索行動の反応性という観点からは、理論的にも (Stephens & Krebs, 1986)、実証的にも (Smith & Sweatman, 1974; Krebs, Ryan & Charnov, 1974など) 多くの研究があるのに対し、捕食者個体群の空間的動態、特にその巣の空間的な分布状態に及ぼす餌動物の空間分布の影響に関しては従来ほとんど研究がおこなわれていない。この点に関して本章後半部分では、いくつかの新しい知見がもたらされた。

次に本章前半部分のドロバチ類の資源採集行動に関する研究の意義を述べる。従来、中心点採餌性動物の採餌行動を、巣での観察から定量的に検討した研究としては、鳥類 (Royama, 1970など)、社会性ハナバチ類 (Miyamoto, 1960; Allen *et al.*, 1978; Inoue *et al.*, 1985)、社会性カリバチ類 (Brian & Brian, 1952; Suzuki, 1978; Ross, 1983)、および単独性ハナバチ類 (Danforth, 1989) などでいくつかみられる。しかしこれに対して、単独性のカリバチについては、その獲物のリストや獲物の重さについての報告は若干あるものの (たとえば Iwata, 1942; Evans & O'Neill, 1988など)、巣で長時間観察をおこなうことによってその資源採集行動を全般的にとらえた定量的な研究はほとんどみあたらない (常木, 1969; 遠藤, 1976)。そこでここでは、4種のドロバチについて、その資源採集時間、資源採集の成功率、日当りの獲得資源量、餌の種類構成、1育児室当りの餌の数と重量などの資源採集についてのパラメータを示し、種間で比較する。またオオカバフとオオフタオビについてはこれらのパラメータの季節的な変動を示すことにより資源の質、および量の経時的な変動性についても検討する。

4-2 調査方法

4-2-1 巣における資源採集行動の調査

オオカバフとオオフタオビについて、雌成虫が営巣活動を開始する早朝から、活動を終える夕刻まで、小生息場所において連続的に個体別の行動観察をおこなった。この観察は雨天の日などを除いて、1982年には基本的に6月から10月にかけて毎日、ハチの営巣期間を通じておこなった。1981、1983、および1984年には、このような行動観察を日中（6時から16時の間）に、数時間（もっとも短くても3時間）不定期におこなった。

この調査をおこなった地点と月日を年ごとに示す。

1981年：st. 1（8月15日－8月17日、3日間）、st. 6（8月26日－9月6日、7日間）、st. 66（9月14日－10月17日、11日間）。

1982年：st. 71（6月16日－9月26日、63日間）、st. 65（9月28日－10月21日、13日間）。

1983年：st. 33（7月26日－9月9日、2日間）。

1984年：st. 33（8月3日－8月13日、4日間）。

この調査の結果得られた4種のドロバチの行動に関するデータは以下のものであった。

オオカバフ： 1981年（st. 1, 6, 61, 68個体・日）、1982年（st. 71, 796個体・日）。

オオフタオビ： 1981年（st. 1, 6, 61, 33個体・日）、1982年（st. 71, 65, 45日・個体）。

カバフ： 1983年（st. 33, 20個体・日）、1984年（st. 33, 49個体・日）。

カバオビ： 1981年（st. 1, 7個体・日）。

本行動調査において記録したのは以下の項目についてである。

1. 各個体の帰巣時刻と持ち帰った資源の種類。
2. その個体が入った巣番号。
3. 持ち帰った資源が餌である場合はその大きさと種類。大きさは目測

によって体長14 mm以下、14～17 mm、および17 mm以上の3段階に区別した。体長14 mm以下の餌の重量指数を1とし、体重量は体長の三乗に比例するとの仮定にもとづいて14～17 mm、および17 mm以上の餌の重量指数をそれぞれ3.5、および7.7とした。餌が、それまでに記録されていない種類である場合には採集し、写真、スケッチをとったうえで、種番号を便宜的につけ、70%のエチルアルコールに浸漬し、標本として保存した。

4. 巣周辺における他のハチとの闘争、その他の個体間行動。

5. 巣周辺における寄生者やその他の生物の行動。

6. その個体が巣から外出した時刻。

この6点についての調査は、調査地点において営巣していたすべての雌成虫についておこなった。これらの個体はすべて事前に一度捕獲し、前翅長を計測した上で、個体別にペイントマーカー（三菱）を用いて、胸部背面に4点、5色からなる標識をほどこした後、放した。

4-2-2 餌の重量と数

1980、1981、および1983年に、ランダムに調査地点を選び、営巣期間中随時オオカバフ、オオフタオビ、カバフ、およびカバオビの巣内調査をおこなった。完成した巣、または営巣中の巣について、各育児室内のハチの成長段階と、貯蔵されていた餌の種類および個体数を記録した。また、ハチの幼虫に食べられていない餌については、個体ごとの生重量を計測した。給餌がすでに完了しており、しかも巣内の餌がほとんど食われていない場合には、各室内に貯えられている餌の総数と総重量も測定した。亜社会性のオオカバフおよびカバフでは、雌成虫が給餌を完了する前に幼虫が摂食を始めるため、1育児室内の餌の総量の測定値は若干の過小評価になっている。

4-2-3 餌の豊富さの季節的および空間的変動

ドロバチ類の餌としての鱗翅目幼虫の野外における豊富さを定量化

するために3つの方法を用いた。

第1の方法は、ドロバチ類によって狩られた餌が、ほとんど落葉広葉樹、もしくはつる性植物、草本類を食草にしている鱗翅目幼虫であったことから、これらの植物の分布範囲を調べることににより、餌量の空間的な変動を捉えようというものである。この調査は1983年10月に約10日間をかけて、調査地域全域にわたっておこなった。調査地域内の見晴らしのよい場所数十ヶ所を選び、そこからの目測により、植生（落葉広葉樹林、針葉樹林、マント群落、湿性および乾性草原、常緑広葉樹林、竹林）の境界線を2500分の1の地形図上に記入した。この情報をもとに各小生息場所から半径50 m、100 m、200 m、および300 m以内の範囲に存在する落葉広葉樹林、マント群落、湿性および乾性草原の面積を計算し、これを各小生息場所のまわりの餌量の示標とした。この調査の際、同時に調査地域内のすべての小生息場所についてオオカバの完成巣が存在している稲城竹の数を記録した。

第2に、灯火採集により、鱗翅目成虫の捕獲数の季節的な変動を調べた。1982年の6月中旬から9月下旬にかけて約10日に1回、日没直後から2時間、灯火採集をおこなった。調査場所はst.2で、縦1.5m、横2mの白い木綿布を垂直に張り、20ワットの蛍光灯1本、100ワットの白熱電球1個、20ワットのブラックライト1本をそれぞれ設置して飛来したメイガ科、ハマキガ科の成虫を捕獲した。この場所は見通しがよく、前面に約3haの水田が広がり、その周囲の丘陵に落葉広葉樹林が存在していた。調査は雨天の日を避け、なるべく曇天もしくは新月前後の風の弱い日におこなった。

第3には、植物上の鱗翅目幼虫の個体数を定期的に数えた。1982年6月下旬から9月下旬にかけて、約2週間に1回、st.71の周辺の地域で、クヌギ、タケ、コナラ、クズ、ハンノキ、およびノブドウの各植物についておこなった。各植物種について、高さ約3mまでに存在していたすべての葉を巻いたり、綴ったりしている鱗翅目幼虫の数を数えた。調査株数は植物種によって異なっていたが、各植物について実調査時間が20分になったら調査を打ち切った。幼虫は適宜採集し、個別飼育して羽化した成虫の形態から種を同定した。

4-2-4 小生息場所以外でのハチの行動

1983年6月および7月に5日間、のべ15時間にわたってドロバチ類の花や樹液への訪問、および餌探索行動について調査地域内の適当な場所13ヶ所（クヌギ林1ヶ所、開花中のクリ2本を含む広葉樹林の林縁部1ヶ所、開花中のヒメジョオンを多数含む乾性草原11ヶ所）において観察した。

また1982年10月7日には、st.65周辺のノブドウ群落においてモンキクロノメイガの幼虫を探索、捕獲するオオフタオビの採餌行動の観察をおこなった。

4-3 結果

4-3-1 資源の種類構成

巣を獲得したら、ハチは1個の卵を育児室の天井から吊り下げようにして産む。次に、その卵の成長に充分なだけの餌（鱗翅目幼虫）を育児室内にためこむ。これらの餌は、巣から離れた植物上で捕らえ、刺針することにより麻ひさせ動けなくしてから育児室内へ持ち込んだものである。1つの育児室に充分餌を貯めたら、泥で仕切りをしてその次の育児室に産卵をおこなう。このようにしていくつかの育児室への産卵と餌の貯えを終えると、ハチは巣の入口を泥で閉鎖した後、次の営巣場所を探索するべくその巣を離れる。

これらの営巣行動の中で、ドロバチが採集する資源としてあげられるのは、幼虫の餌としての鱗翅目幼虫、巣材としての土、および土をこねて泥状にするための水の3つであった。土、および水は巣に持ち帰るときには既に混ぜ合わさって泥状になっているので、この混合物を以後は泥と呼ぶことにする。水のみを持ち帰って、巣内の泥壁の塗り直しをすることもあるので、巣に持ち帰る資源としては餌、泥、水の

3種類があるといえる。

なお、成虫自身の栄養源については、Evans & West-Eberhard (1970) が単独性カリバチ類成虫の栄養源として一般的にあげている以下の3つが考えられる。①花蜜、②吸汁性昆虫が分泌する甘露 (honey dew)、③捕獲した餌昆虫の体液 (雌成虫に限る)。

①については、宮本 (1959) の兵庫県篠山盆地における7年間の訪花昆虫の調査が参考になる。本研究で扱った4種のドロバチの訪花植物名 (確認個体数) は宮本 (1959) によれば以下のようであった。

オオカバフ: ヒメジョオン (1雌)

オオフタオビ: イノコズチ (3雌)、ケイトウ (1雌)

カバフ: ヒメジョオン (1雌)、ニンジン (1雌)

カバオビ: ヒメジョオン (7雌)、Aster属の一種 (1雌)、オヤブ
ジラミ (1雌)、ノブドウ (1雄、1雌)、タマネギ (3雌)

本研究では、1983年6月28日、7月3日、7月9日の10:00~12:00に、調査地域内に開花中のヒメジョオン花上におけるドロバチ科成虫の訪花個体数を調べたが、全体でチビドロバチ1雌、カバオビドロバチ15雌9雄を確認するにとどまった。調査地域内の営巣個体数はカバオビドロバチが特に多いという傾向はなかったことから、以上の観察と宮本 (1959) の結果より、カバオビはかなり頻繁に花蜜をエネルギー源として利用するが、その他の3種のドロバチは散発的にしか利用しないといえる。

②については、アナバチ科の超小型種以外にはほとんど利用例が知られていないことから (Evans & West-Eberhard, 1970)、ドロバチ科成虫の主要な栄養源になっている可能性は小さい。③は、ベッコウバチ科のように、運搬しやすいように獲物の体の一部を切除するものではその切断部分からにじみでる体液を吸汁するものがあるが (岩田, 1971)、ドロバチ科ではそのような切断をしない。また、本研究において、餌昆虫の体表面には成虫により吸汁された跡は認められなかったので、この可能性も低いと考えられる。

この他に、1983年6月18日には、クヌギの樹液にオオカバフの1雌が訪れ、吸汁しているのを観察した。しかし、いずれにしてもカバオビ

以外では花蜜、甘露、餌昆虫の体液、樹液を利用しているという観察例が従来もまた本研究においても非常に少ないことから、これらのドロバチ科成虫はほとんど栄養摂取を必要とせず、またおこなってもいいことが推測される。

それでは以下、餌、泥、水の3種類の資源をドロバチがどのように利用していたかについて述べる。従来ドロバチ科のハチの、泥や水の採集行動についての定量的な研究はなされていない。一方彼らの狩猟対象については岩田（1971など）によってしらべられており、一部の例外を除けば餌として狩られるのは食葉性の鱗翅目の幼虫に限られている。これはアナバチ科が獲物の特殊性に関して著しい発散を示しているのと対照的である。4種のドロバチについてこれまで報告されている餌種は以下の通りである。

オオカバフ： ミダレカクモンハマキ、アミメキハマキ、アトキハマキ、ムモンヒロバキバガ、スモモキリガ（以上寄主植物サクラ）、マエアカスカシノメイガ（イボタ）、セスジノメイガ（タケ）、フジフサキバガ（フジ）、クシヒゲシマメイガ（クヌギ）、ツツジキバガ（モチツツジ）、ジャガイモキバガ（ジャガイモ）、ヨモギコヤガ（ヨモギ）（岩田、1983）。

オオフタオビ： タケノメイガ（タケ）、モンキクロノメイガ（ブドウ）、ワタノメイガ（ムクゲ、アオギリ）、クワノメイガ（クワ）、ハイマダラノメイガ（葉菜類）、マエキノメイガ（イノコヅチ）（岩田、1975）。

カバフ： ホソガ科、キバガ科、ハマキガ科の小蛾類の成熟幼虫（岩田、1975）。

カバオビ： メイガ科もしくはハマキガ科の一種の幼虫（Iwata, 1938a）。

このように、4種のドロバチによって狩られる餌は、主に被子植物に寄生する鱗翅目幼虫であり、しかもその共通点として葉を巻いたり、綴ったりしてその中に身をかくす習性がある。

まず、本研究で確認されたドロバチ類の餌の種構成を表4-1（1981年

表4-1 ドロバチ類によって巣に持ち帰られた餌（鱗翅目幼虫）の種構成（1981年）

科 亜科 属または種	標本コード名 1981年の 整理番号	採集個体数・採集小生息場所数												合計個体数		何様のドロ バチに 持ち帰られたか	生体重量 (サン プル数以上のデータ)					
		オオカバフスジ			オオフタオビ			カバオビ			フタスジスズ			オオカバフスジ オオフタオビ	合計		平均	標準偏差	標準偏差			
		7月	8月	9-10月	8月	9月	10月	7-8月	9-10月	10月	7-8月	9-10月	10月									
		7/12	8/12	9/12	8/12	9/12	10/12	7/12	8/12	9/12	7/12	8/12	9/12									
		7/12	8/12	9/12	7/12	8/12	9/12	7/12	8/12	9/12	7/12	8/12	9/12									
メイガ科(Pyralidae)																						
ノメイガ亜科 (Pyraustinae)	pu1	3	10	3	31	4	87	5	0	0	0	0	0	0	25	2	128	0	2	26.5	16.5	
	pu2	11	50	4	7	2	0	0	0	0	43	3	0	0	57	43	2	33.3	23.5			
	pu3	9, 54	2	2	6	2	1	1	2	1	53	7	24	3	9	79	2			30.8	11.8	
	pu4	34	0	0	0	0	5	1	5	1	64	7	116	5	6	155	2			49	20.2	
	pu5	38	0	0	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	1					
	Notarcha sp.	pu6	61	0	0	0	0	1	1	0	0	3	2	0	0	1	3	2				
		pu7	15	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1				
		pu8	12	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1				
		pu9	64	0	0	0	0	0	0	0	0	27	2	105	3	0	132	1			57.7	16.2
		pu10	36	0	0	0	0	0	0	1	1	45	4	7	1	0	53	1				
		pu11	51	0	0	0	0	0	0	4	2	27	6	3	2	0	34	1			22.4	5
		pu12	55	0	0	0	0	0	0	0	0	29	5	1	1	0	30	1				
		pu13	46	0	0	0	0	0	0	25	1	0	0	0	0	0	25	1			19.9	8.4
		pu14	57	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	3	1	0	3	1				
		pu15	32	0	0	0	0	0	0	5	1	1	1	0	0	0	7	1			59.3	25.2
	pu16	37	0	0	0	0	0	0	1	1	3	2	0	0	0	4	1					
pu17	65	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	4	1						
pu18	33	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	1						
pu19	35	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	3	1						
pu20	66	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1						
すべて pu →	pu21	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1					
	pu22	67	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1					
	pu23	58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	pu24	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1					
	pu25	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	pu26	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
フトメイガ亜科 (Epipaschiinae)																						
e1	29	1	1	22	4	95	6	0	0	0	0	0	0	2	1	118	0	2	37.5	23.8		
e2	70	0	0	0	0	8	1	0	0	0	0	0	0	8	0	1	1					
e3	53	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1					
e4	71	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1					
e5	48	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1					
合計																208	616					
マダラメイガ亜科 (Phytitinae)																						
ph1	27	1	1	29	4	0	0	177	5	53	2	0	0	30	230	2			51.5	11.9		
ph2	4	23	4	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	1	32.2	16.5				
ph3	22	13	2	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	1	7.7	2.2				
ph4	23, 28, 49	4	3	13	5	0	0	0	0	0	0	1	1	17	1	2	24.5	7.5				
ph5	2	9	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	1						
ph6	5	8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1						
ph7	24	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1						
ph8	7	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1						
ph9	45	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1						
ph10	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1						
ph11	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
合計																119	232					

表4-1 (つづき)

科 亜科 属または種	種コード名 1981年の 整理番号	採集個体数・採集小生息場所数														合計個体数		同様のドロ パチに 行われたか	生体直 径(サン プル数5以上のデー タ)																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																										
		オオカバフスジ			オオフタオビ			カバオビ			フクスジスズ		オオカバフスジ オオフタオビ		平均	標準偏差	標準偏差																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
		7月	8月	9-10月	3月	9月	10月	7-8月	9-10月	オオカバフスジ	オオフタオビ																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		
		コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													</

表4-2 ドロバチ類によって巣に持ち帰られたか、または著者により植物上で採集された鱗翅目幼虫の種構成(1982年)

科 亜科 属または種	種コード名	1982年の 処理番号	1981年の 処理番号	採集個体数・採集小生息場所数									合計個体数		何種の ドロバチに 持ち取られたか	寄主植物名		
				オオカバフスジ			オオフクオビ			オオカバフスジ オオフクオビ								
				5-7月	8月	9-10月	8月	9月	10月									
				37420	37420	37420	37420	37420	37420									
				n=320	n=320	n=320	n=320	n=320	n=320									
メイガ科																		
ノメイガ亜科																		
Pleuroptya	pu27	13,24,29,31,34,62		5	2	23	6	4	2				32	0	1	ヌルデ		
	pu5	43,46	35			4	2						4	0	1			
セスジノメイガ (Sinibotys evenalis)	pu28	27		2	1								2	0	1	マダケ		
	pu29	28								8	1	154	2	0	162	1	ノブドウ	
	pu30	58								2	1	19	1	17	2	0	38	1
	pu31	5											0	0	0	0	クヌギ	
クロスジキンノメイガ (Pleuroptya balteata)	pu32	32											0	0	0	0	ヌルデ	
	pu33	26											0	0	0	0	クヌギ	
Pleuroptya	pu34	7											0	0	0	0	クス	
フトメイガ亜科													合計	38	200			
Orthaga	o6	69,70					22	2					22	0	1			
	o1	38	29		1	1							1	0	1			
マダラメイガ亜科																		
	ph12	17	108	4	164	9	104	5					376	0	1			
	ph4	10,57,60	23,28,49	40	6	56	6	46	4	19	1	7	1	142	25	2		
	ph13	44		41	3	7	1						48	0	1			
	ph14	20		14	2	5	2						19	0	1			
	ph15	52			5	1							5	0	1			
	ph16	53			5	1							5	0	1			
	ph17	14		3	1								3	0	1			
	ph18	18		3	3								3	0	1			
Acrobasis	ph19	49			3	2							3	0	1			
	ph20	54			2	1							2	0	1			
	ph21	48			2	1							2	0	1			
	ph22	15		1	1								1	0	1			
	ph23	40			1	1							1	0	1			
	ph24	56			1	1							1	0	1			
Acrobasis	ph25	3											0	0	0	コナラ		
	ph26	22											0	0	0			
												合計	611	25				
シマメイガ亜科																		
Eudotricha	pe4	9,50,61,68	178	3	8	3							186	0	1			
	pe5	55			4	2	57	6					61	0	1			
	pe6	37			5	3							5	0	1			
	pe7	67					2	1					2	0	1			
												合計	254	0				
												1	0	1				
亜科不明種																		
	pe5	63			1	1							1	0	1			

表4-2 (つづき)

科 亜科 属または種	種コード名	1982年の 整理番号	1981年の 整理番号	採集個体数・採集小生息場所数										合計個体数		何種の ドロバチに 採られたか	寄主植物名
				オオカバフスジ					オオフタオビ					オオカバフスジ オオフタオビ			
				6-7月	8月	9-10月	8月	9月	10月								
				コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ	コバノ								
				N' 3220	N' 3220	N' 3220	N' 3220	N' 3220	N' 3220	N' 3220	合計						
ハマキガ科																	
Archips	t1	11.23.36	1	33	5	3	2					36	0		1		
	t8	21		23	2	3	3	2	1			28	0		1		
	t9	64						21	3			21	0		1		
Archips	t10	36			6	3						6	0		1		
	t11	16		2	1							2	0		1		
	t12	39				2	2					2	0		1		
	t13	35				1	1					1	0		1		
Archips	t14	59							1	1		0	1		1		
	t15	47										0	0		0		
												合計	96	1			
ヤガ科																	
コヤガ亜科 (Acontinae)	n4	41.42			28	1			54	2		28	54		2		
フサヤガ亜科 (Euteliinae)																	
フサヤガ (Eutelia geyeri)	n5	33										0	0		0	ヌルデ	
亜科不明種	n6	25.45		3	1	11	3	1	1			15	0		1		
キバガ科																	
イモキバガ (Brachmia macroscopa)	g12	12		6	3							6	0		1		
	g13	51										0	0		0	サツマイモ	
ヒロバキバガ科 (Xylorictidae)																	
ムモンヒロバキバガ (Odites lividula)	x1	4										0	0		0	コナラ	
科不明種																	
	u5	65					3	3				3	0		1		
	u6	66					1	1				1	0		1		
	u7	19										0	0		0	クヌギ	
	u8	1										0	0		0	クヌギ	
	u9	8										0	0		0	ハンノキ	
	u10	2.30										0	0		0	クヌギ	
	u11	6										0	0		0	クス	
合計個体数・採集小生息場所数				421	6	385	11	270	6	76	2	34	2	171	2	1076	281
合計種数				14		25		12		4		3		2		36	5
多様度指数 (H' = -Σ [pi * log(pi)])				0.735		0.904		0.748		0.322		0.430		0.141		0.9850	4.97

)および4-2(1982年)に示した。餌を分類群ごとに分けた上で、種コード名と、主にドロバチの巣内を調べることによって確認した個体数およびその餌種が確認された小生息場所数などが示してある。この2つの表の結果を各種ドロバチの餌の種構成という観点からまとめたのが表4-3である。これをみると、いずれのハチもメイガ科およびハマキガ科を中心に狩っていることがわかる。一色(1969)によれば、日本産の食草がわかっているメイガ科30種の食草のうちわけは、双子葉類:19種(うち、草本9種、木本10種)、単子葉類:5種、裸子植物:3種、貯穀:3種となっている。また、ハマキガ科では、36種のうち、双子葉類:28種(うち、草本3種、木本25種)、裸子植物:8種となっている。これらの情報は主に、害虫化している幼虫についてのものであるが、傾向としては、圧倒的に被子植物の双子葉類を食するものが多いことがわかる。これに関連して4-3-3では、周囲に広葉樹が多い小生息場所ほどハチの餌獲得効率が高く、また営巣数も多いことを示す。

また表4-3を餌の多様性という面からみると、オオカバフが非常にバラエティーに富んだ餌の種構成をみせているのに対し、オオフトオビは狩猟対象としている餌の種数も少なく、またその選好性はメイガ科の2つの亜科(ノメイガ亜科とマダラメイガ亜科)にかたよっていることがわかる(Itino, 1992)。このことは、表4-1および表4-2の餌の多様度指数の欄をみても明らかで、1981年、1982年いずれの年についても、オオカバフドロバチのほうが多様度が高くなっていた。

次に、餌の種構成のドロバチ種間での重なりについて、表4-1および表4-2からみしてみる。オオカバフとオオフトオビの間では、10種の餌が共通に狩られていた。この10種の餌の個体数が全餌個体数に占める割合は、オオカバフで20.5%(332個体)、オオフトオビで55.2%(627個体)であった。

4-3-2 資源採集行動

本小節では、ハチの植物上での餌探索、捕獲行動について触れた後、巣に持ち帰られる資源の量やその採集所要時間などについて述べる。

表4-3 ドロバチ類の餌の種構成（1981年と1982年の合計）

餌種の分類群	オオカバフスジ		オオフタオビ		カバオビ		フタスジスズ	
	種数	個体数	種数	個体数	種数	個体数	種数	個体数
メイガ科	52	1412	23	1075	1	478	3	28
ノメイガ亜科	10	246	20	816	1	478	1	25
フトメイガ亜科	6	152	1	1			1	2
マダラメイガ亜科	22	730	2	258			1	1
シマメイガ亜科	7	265						
オオメイガ亜科	1	11						
亜科不明種	6	8						
ハマキガ科	11	143	3	6				
ヤガ科	4	58	1	54			1	18
キバガ科	1	1						
シャクガ科	1	1						
科不明種	3	7						
合計科数		5		3		1		2
種数		72		27		1		4
個体数		1622		1135		478		46

表4-4 オオカバフスジドロバチにおける雨天直後の日当り餌獲得数の変化。

	日数	日当り餌獲得数 (平均±標準偏差)
全体	283	2.36±1.9
雨天1日間の次の日	29	2.69±1.7
雨天2日間の次の日	15	2.53±2.4

A. 植物上での餌探索および捕獲行動

まず植物上での採餌行動については1例のみしか観察例がないので、それについて述べることになる。

観察は、1982年10月7日に、st.65で営巣していたオオフタオビ（個体番号1553）についておこなった。この日、ハチは小生息場所(st.65)から必ず東の方角へ採餌に向い、約10分間隔でモンキクロノメイガ（*Macrobotys luctuosalis*, 種コード名pu29）の幼虫を狩ってきていた。追跡した結果、小生息場所から東へ約50m離れた場所に約100平方メートルにわたるノブドウ（*Amelopsis brevipedunculata*）の群落があり、ハチはそこで狩りをしていることが判明した。モンキクロノメイガ幼虫はノブドウの葉を巻いて中に潜んでいたが、巻き葉の中に必ず幼虫が入っているとは限らず、28枚の巻き葉を調べたところ、成熟幼虫（ハチが巣に持ち帰っていたのはもっぱら成熟幼虫であった）が入っていた葉が2枚、若令幼虫が入っていた葉が2枚で、あとはすべて中が空であった。

ハチは葉上にとまるまでは、空の葉と中に幼虫の入っている葉との見分けはつかないと思われ、12時23分から12時33分までの10分間に27枚の巻き葉を訪れたうち、24枚については葉の上に一瞬とまっただけですぐに飛び去った（これらの葉はすべて中が空の巻き葉であることを後で確認した）。あとの3枚については中に幼虫がいた。ハチは葉の上にとまって、巻き葉の片方の端の筒口になっているところから中をのぞくこんだりかじったりしてはすぐにもう片方の端にとってかえしてまたのぞきこむという行動を繰り返した。これを始めて数秒（4、8、10秒）で幼虫は体全体をくねらせながら片方の筒口からとびだしてきたが、この3回ともハチは幼虫を捕らえることができず、幼虫はそのまま落下した。ハチは数秒（5、6、10秒）の間、草本類の間を飛んだり、草本の上を歩き回ったりして落下した幼虫を探したが3回ともみつからず、次の探索にうつった。

以上がオオフタオビの植物上での餌探索行動の概要である。この時期、st.65では2個体のオオフタオビが営巣していたが、いずれも毎日

東方向に採餌に向い、短時間でモンキクロノメイガ幼虫を狩ってきていた。

B. 日周活動の時間配分

図4-1は4種のドロバチにおける資源採集の日周性の典型的な例を示している。まずオオカバフの特徴は採餌時間、手ぶら帰巢時間ともに比較的長いこと、および巣内にいる時間も長いことである。オオフタオビは、オオカバフよりも採餌、手ぶら帰巢時間いずれも短く、巣内にいる時間も短い傾向がある。カバフは、採餌時間が短く、手ぶら帰巢がほとんどないこと、また採餌しているときには帰巢したらすぐにまた出かけているが、いったん採餌をやめるとずっと巣内にいることがその特徴である。カバオビは、カバフのような短時間の採餌を1日じゅう休むことなく続ける傾向があった。

以上のように各種、特徴的な資源採集のスケジュールをもっていた。次に各種の行動の時間配分を図4-2に示す。これは日中の活動時間帯において、各行動に対して振り分ける時間の割合を4種のドロバチで比較したものである。オオカバフとオオフタオビでは時間配分のパターンがあまり変わらず、手ぶら帰巢に要する時間の割合が比較的大きいことが特徴的である。カバフの特徴は、巣内時間の割合が大きいこと、カバオビは、逆に巣内時間の割合が小さいことである。カバフ、カバオビともに手ぶら帰巢時間の割合は小さかった。

次に、割合ではなく、実際に1つの育児室を完成するまでに要した時間のうち各行動にどれだけの時間を割いていたかについて述べる。図4-3は、これを4種のドロバチ間で比較したものである。亜社会性のオオカバフとカバフが、5日以上かけて1つの育児室を完成するのに対し、オオフタオビとカバオビは1~2日で完成してしまう。オオカバフとオオフタオビをくらべると、時間配分の割合は同じでも各行動に対してオオカバフはより多くの時間をかけていることがここでわかる。泥については、オオカバフの方がより多量の泥を使って造巢するので時間がかかることも理解しやすいが、採餌時間、手ぶら帰巢時間については、実際に1つの育児室に貯える餌の量はあとで示すように2種間でほ

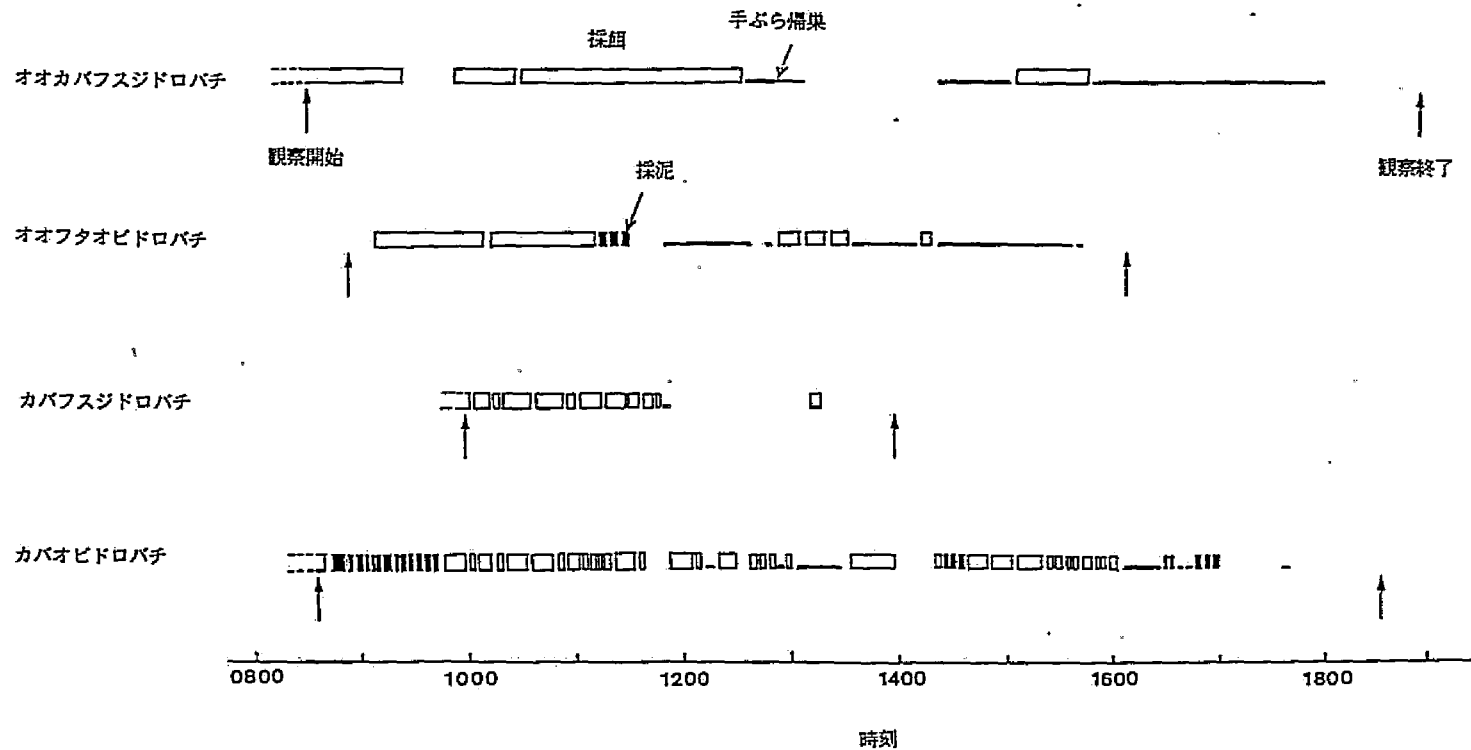


図4-1 4種ドロバチの典型的な日周活動パターン。オオカバフスジドロバチ: st. 71, July 30, 1982, オオフタオビドロバチ: st. 65, Oct. 4, 1982, カバフスジドロバチ: st. 33, August 5, 1984, カバオビドロバチ: st. 1, August 16, 1981.

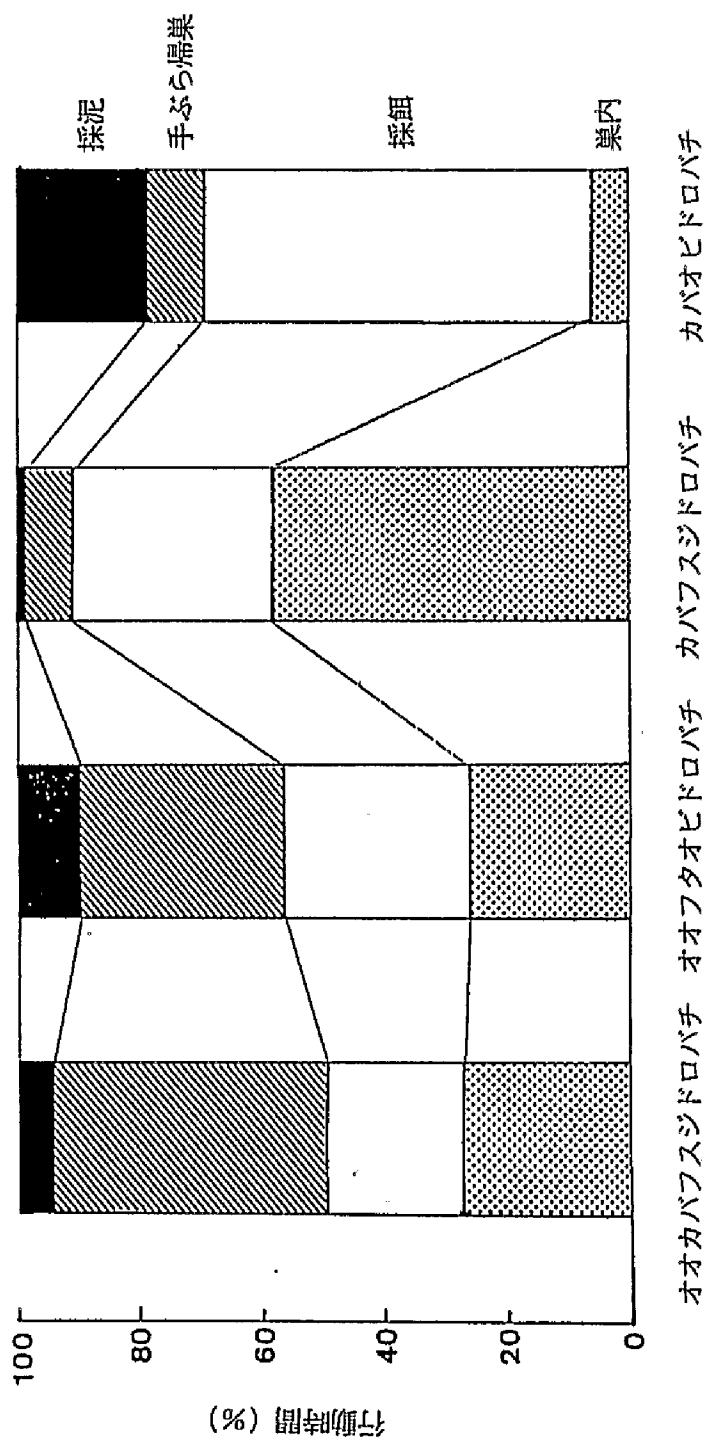


図4-2 日中 (9時～18時) における4種ドロバチの行動の時間配分。

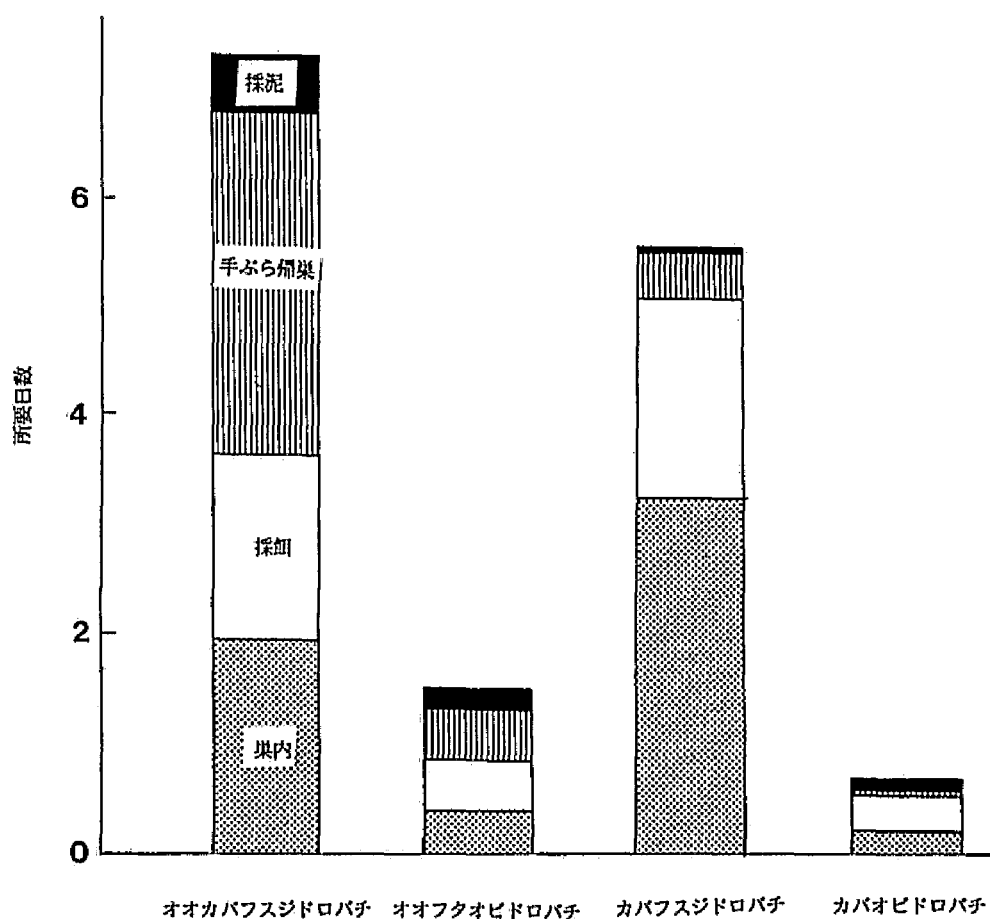


図4-3 育児室あたり所要日数とそのうちわけ。所要日数は、1日(24時間)のうちのハチの活動時間帯(9時～18時)をあらわしている。

とんど変わらなかったのも、オオカバフのほうがより非効率的な採餌をおこなっているといえる。カバフもオオカバフと同様、巢内時間と採餌時間が長いことが特徴的である。カバオビは巢内にいる時間も手ぶら帰巢時間も短く、採餌行動に日中の時間をほとんど費やしていることがわかる。

C. 採餌時間および餌持ち帰り率

餌持ち帰り率は以下のように定義する。

$$\text{餌持ち帰り率} = \text{餌持ち帰り回数} / (\text{餌持ち帰り回数} + \text{手ぶら帰巢回数})$$

図4-4は、4種のドロバチの採餌時間、および餌持ち帰り率の季節変化を示したものである。種間で比較すると、採餌時間はオオカバフ、オオフトオビ、カバフ、カバオビの順に長く、餌持ち帰り率はこの順に低くなっていた。

カバフ、カバオビは、後で述べるように、非常に小型の餌を多数狩ってくる。彼らの採餌時間が短く、餌持ち帰り率が高かったことから、このような小型の餌は野外において非常に得やすいことが示唆される。オオカバフとオオフトオビは前に述べたようにその餌種がいくらかは重なっており、また後で述べるようにほとんど同大の餌を狩っていた。それにもかかわらず両種間で採餌時間と餌持ち帰り率に差が認められた理由として以下の3つが考えられる。①探索、捕獲能力がオオフトオビのほうがすぐれている。②2種間で採餌場所の環境が異なっており、オオフトオビの採餌場所の方が餌が豊富で、得やすい。③オオカバフは、別の目的のために採餌時間を長くし、餌持ち帰り率を低くしている。このいずれの理由がもっとも確からしいかについては総合考察において全般的な種間比較をおこなう中で論議する。

採餌時間の季節的な変化については、オオカバフでは有意な傾向は認められなかった（どの半月の間でもt検定により有意差なし）。オオフトオビでは、9月と10月の間で5%水準で有意差が認められた。一方餌持ち帰り率はオオカバフ、オオフトオビともに季節間で有意差が認められた（オオカバフ： $\chi^2=190.3$ ($p<0.0001$)、オオフトオビ： $\chi^2=23$

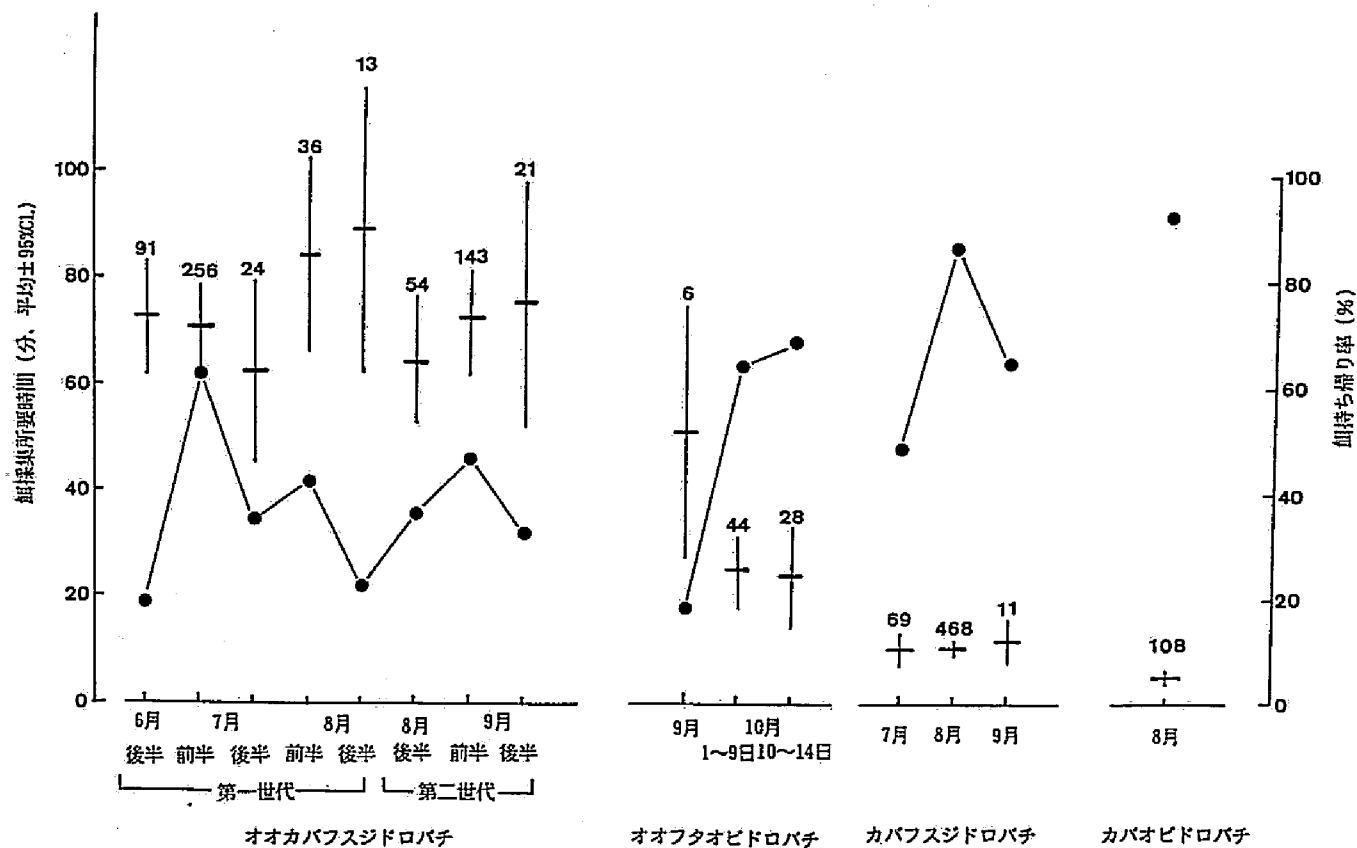


図4-4 4種ドロバチの採餌時間および餌持ち帰り率の季節変動。オオカバフスジドロバチ: 1982年, st. 71。オオフタオビドロバチ: 1982年, st. 65。カバフスジドロバチ: 1983年7月および9月, st. 33。カバオビドロバチ: 1981年, st. 1。

.1 ($p < 0.0001$)). オオカバフの餌持ち帰り率や、オオフタオビの採餌時間および餌持ち帰り率の季節的変化の傾向として、各世代の初期および後期に採餌時間が長く、餌持ち帰り率が低くなっていた。

ここでの採餌時間の季節変化は、様々な大きさの餌をこみにして見たものである。しかし、後で述べるように、餌の大きさは季節が進むにつれて大きくなっていったので、そのことが採餌時間にあたえる影響も考えておく必要がある。そこで、オオカバフについて餌の大きさ別に採餌時間の季節的な変化をみたのが図4-5である。大型、中型、小型の餌ともに採餌時間の顕著な季節変化は認められなかった。また、餌の大きさによって採餌時間が変わることもなかった。このことから餌を採集場所から営巣場所まで運搬するのに要する時間は、餌が大きくても小さくてもあまり変わらないこと、またオオカバフの平均採餌時間は、どのような大きさの餌であっても、またどの時期でも、約60分から90分であることが明らかとなった。

以上のように、オオフタオビの9月のデータ（たった6回の採餌飛行に基づく）を除けば、ハチの採餌時間は季節によってあまり変化しない傾向があった。その一方で、餌持ち帰り率はいずれのハチでも季節的な変化がかなり認められた。このことをより詳しくみるために図4-6に、オオカバフの採餌時間と餌持ち帰り率の関係を、図4-7には、同じく手ぶら帰巣時間と餌持ち帰り率の関係を示した。一般的に考えられる予測、すなわち餌持ち帰り率が高い時期ほど餌が得やすいので、採餌時間や手ぶら帰巣時間が短くなるという傾向はいずれの図をみても認められない（採餌時間vs餌持ち帰り率： $y = 79.7 - 0.16x$, $r = 0.24$, $p > 0.1$ 、手ぶら帰巣時間vs餌持ち帰り率： $y = 40.2 + 0.51x$, $r = 0.53$, $p > 0.1$ ）。すなわち餌持ち帰り率が大きく変動しても採餌時間や手ぶら帰巣時間はほとんど変動しなかった。

採餌行動の制御機構をより詳しくみるために、図4-8に4種ドロバチの採餌時間と手ぶら帰巣時間の頻度分布を示した。まず、左側の採餌時間についてみるとオオカバフでは30-60分、オオフタオビでは0-20分、カバフでは0-6分、カバオビでは0-3分がそれぞれ最頻値となっている。右側の手ぶら帰巣時間については、最短採餌時間よりも短かった部

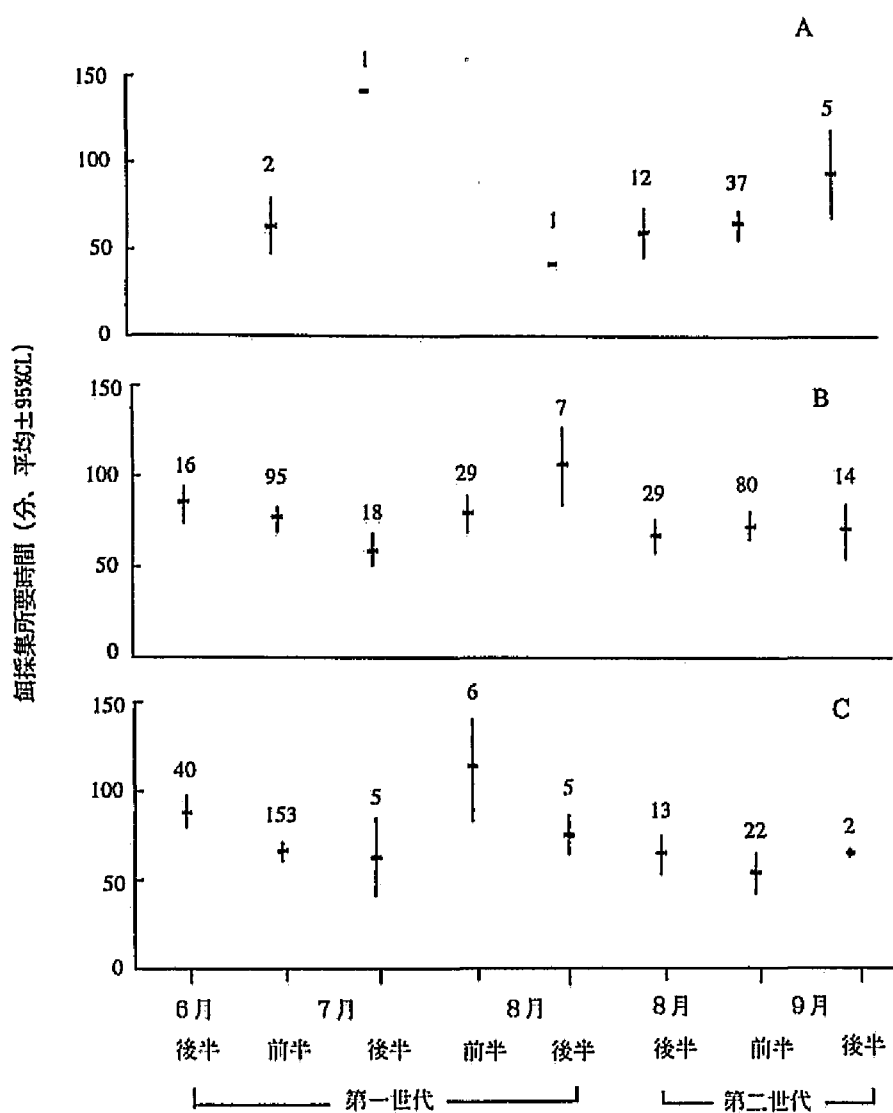


図4-5 餌のサイズごとの採餌時間の季節変化。A: 体長17 mm以上の餌、B: 同14~17 mmの餌、C: 同14 mm以下の餌。

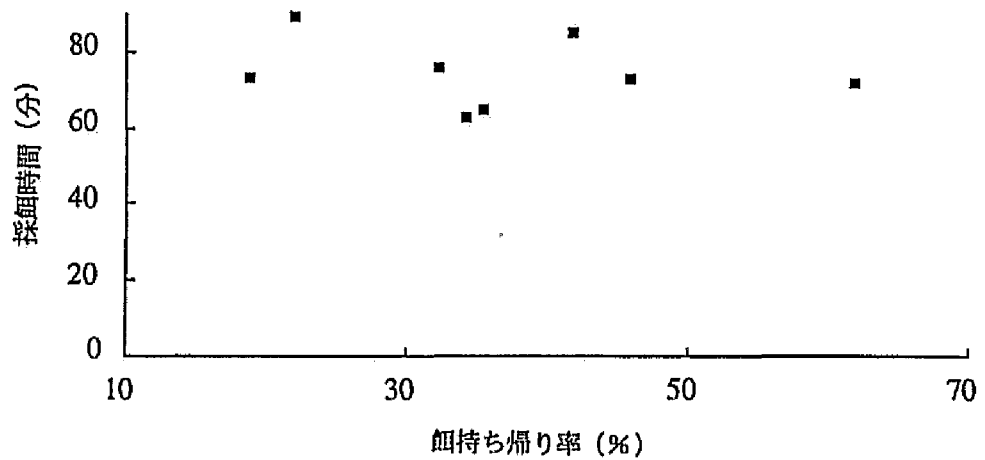


図4-6 オオカバフスジドロバチの採餌時間と餌持ち帰り率の関係。各点は半月ごとの集計結果を示す。

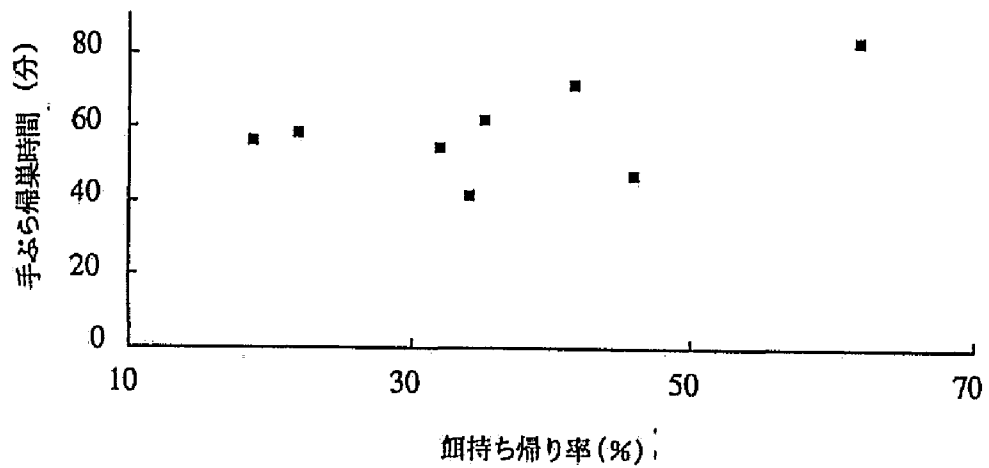


図4-7 オオカバフスジドロバチの手ぶら帰巣時間と餌持ち帰り率の関係。各点は半月ごとの集計結果を示す。

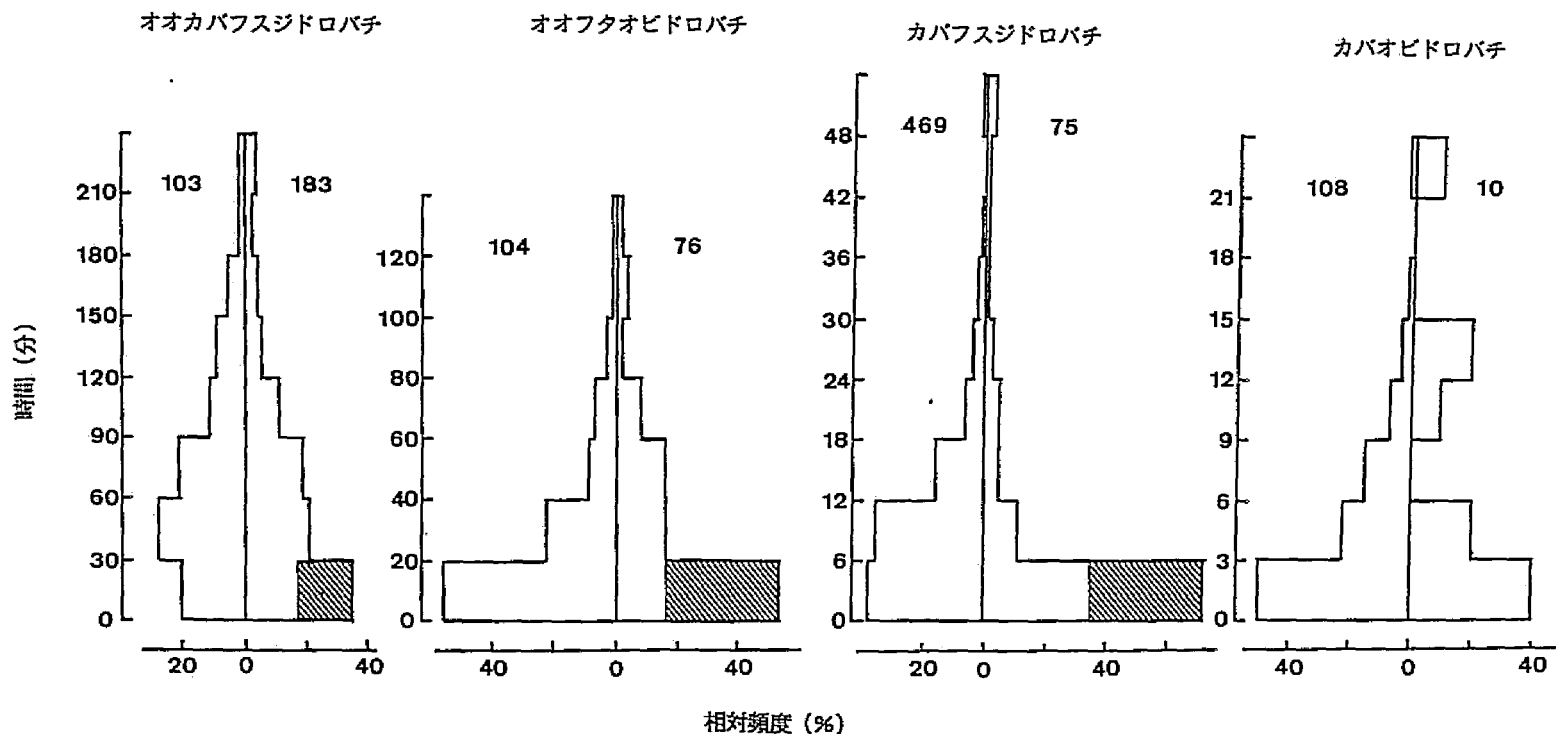


図4-8 4種ドロバチの採餌時間(左側)と手ぶら帰巣時間(右側)の頻度分布。数字はサンプル数を示す。オオフタオビドロバチは8~10月の、それ以外の3種は8月のデータにもとづく。斜線部は、最短採餌時間(オオカバフスジドロバチ: 6分、オオフタオビドロバチ: 3分、カバフスジドロバチ: 1分)よりも短い手ぶら帰巣時間の部分。

分を斜線で示した。この斜線部以外の部分を便宜的に採餌に失敗した場合の所要時間と考える。左側の分布と右側の斜線部以外の分布を比較すると、サンプル数の少ないカバオビを除けば、まず、オオカバフでは、分布に差が認められなかった ($\chi^2=5.0$, $p>0.1$)。これに対し、オオフタオビでは手ぶら帰巢時間のほうが長い傾向があり ($\chi^2=56.0$, $p<0.01$)、カバフでは手ぶら帰巢時間の方が短い傾向が認められた ($\chi^2=207.8$, $p<0.01$)。ここで、この3種（オオカバフ、オオフタオビ、カバフ）があきらめ時間（GUT）を一定にする戦略をとっていたかどうかを検討する。もしとっていたとすれば、手ぶら帰巢時間が採餌時間よりも長く、かつある時間に集中的な分布をしていると考えられる。まず、オオカバフとオオフタオビについては手ぶら帰巢時間のほうが採餌時間よりも長いまたは同じ位なので、手ぶら帰巢時間が探索をあきらめて巣に戻ってくるまでの時間を表している可能性が高い。しかし手ぶら帰巢時間の頻度分布は集中的ではなく、状況に応じてあきらめ時間を変化させているものと理解できる。一方カバフでは手ぶら帰巢時間がかかなり短いことから、採餌以外の何らかの目的（樹液や花蜜を求めての外役など）のために短時間の外出（手ぶら帰巢）をおこなっている可能性がある。

D. 日当り採餌数

以上述べてきた、採餌時間、餌持ち帰り率、手ぶら帰巢時間の3つの要因が複合した結果としての1日あたり採餌数について、図4-9に4種のドロバチにおけるその頻度分布を示した。このデータは、巣作りだけをしている期間や風雨がひどいため採餌活動がおこなえないような日などを除いた採餌活動日のみについてのものである。ここでみられる顕著な特徴は、カバオビを除く3種において1個体も餌を採らない（採れない？）日が20%前後（オオカバフの6月のみ60%）あったということである。なぜ何も採らない日があるのか？カバフについては、図4-1、4-2、および4-3で述べたように、採餌をせずに巢内でじっとしている時間が長いので、採餌数0の日はそのような状態が1日中続いたものと考えられる。オオカバフとオオフタオビについては、前に述べた採

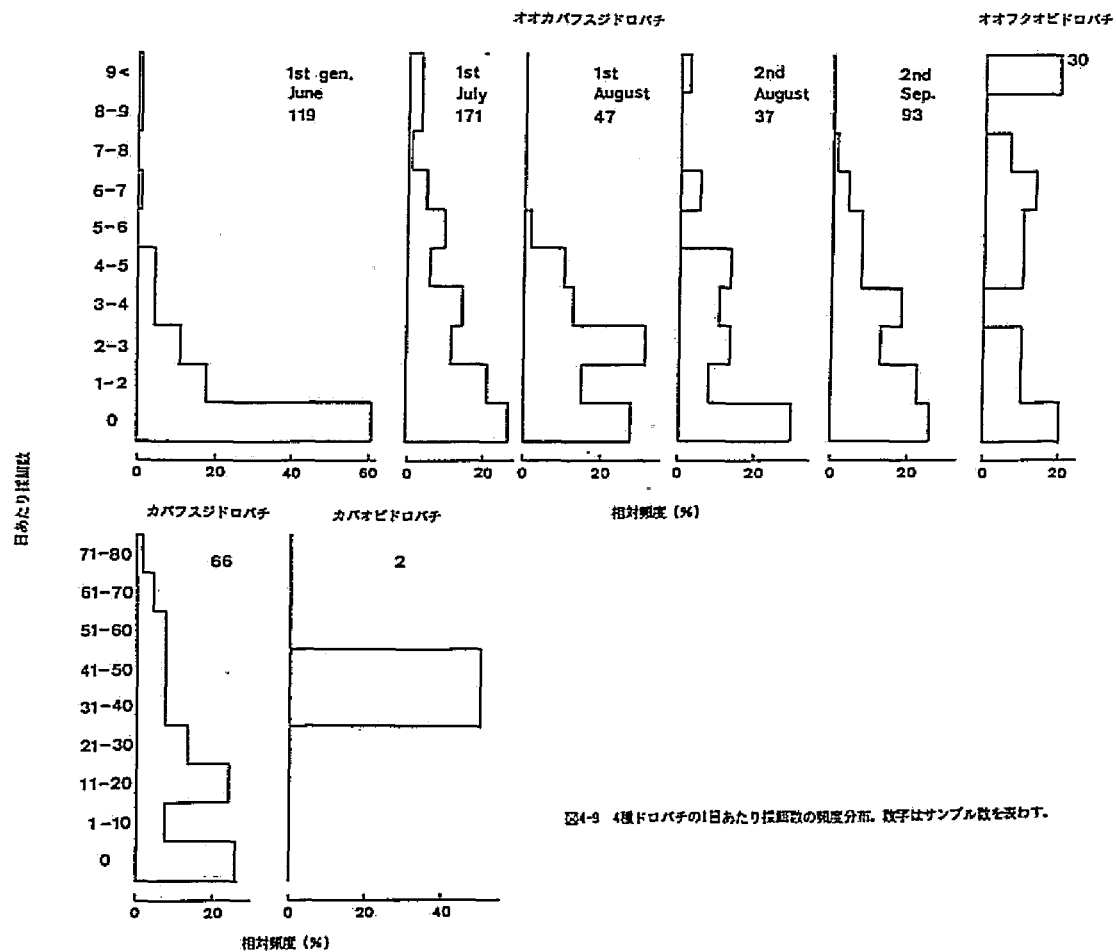


図4-9 4種ドロバチの1日あたり採餌数の頻度分布。数字はサンプル数を表す。

餌時間の長さや餌持ち帰り率の低さから考えて、採餌の努力はしたが獲物がその日は得られなかったためであると考えられるべきであろう。また、オオカバフの6月のデータだけが頻度分布が下の方にたよっているのは、①この時期には餌昆虫が少ないためか、もしくは②雌成虫が羽化直後でありまだ採餌能力が低いため。の2つの理由が考えられるが、第2世代のハチが羽化した直後の8月の頻度分布は9月のものとほとんど変わらないことから、①の可能性が高いといえる。

次に日当りの餌獲得数が様々な要因によってどのように変わるかをみる。表4-4は雨天の後、オオカバフが餌をたくさんとっていたかどうかをみたものである。t検定により、全体と雨天1日後、全体と雨天2日後の間では、ともに有意差は認められなかった。次に表4-5はオオカバフの雌成虫が、産卵をしてからの日数により1日あたりの餌採集数を調節しているかどうかをみたものである。特にある時期だけに採餌を集中するという傾向は認められなかった。

E. 採餌時間の個体間変動

ここまでは、個体ごとの情報を区別せずに、種間や季節間での比較をおこなってきた。採餌時間に関して最後に、個体ごとにどの程度の変異があったかをみる。図4-10は、オオカバフとオオフタオビの個体別の前翅長と平均採餌時間の関係を示したものである。オオカバフ第1世代、第2世代ともに有意な相関関係は認められなかった。オオフタオビはサンプル数が少なかった。図4-11には、採餌時間に手ぶら帰巢時間も加味した、1個体の餌を獲得するために費やした平均所要時間と前翅長の関係を示した。ここでも有意な相関関係は認められなかった。

F. 泥および水の採集時間

最後に、餌以外の資源の採集所要時間について述べる。図4-12は、4種のドロバチの泥採集時間を示したものである。種間で比較すると、オオカバフとオオフタオビのほうがカバフやカバオビよりも長い傾向が認められる。また、オオカバフの季節変動性はあまりないことがわかる。

表4-5 オオカバフスジドロバチの育児室への餌搬入開始後の日あたり餌採集数の経日変化。

		餌搬入開始後日数											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
第一世代	平均	2.0	2.2	2.2	2.7	1.9	2.7	1.7	2.3	1.9	2.6	2.8	4.0
	サンプル数	24	19	25	20	22	24	23	22	15	5	6	4
第二世代	平均	2.3	2.8	1.8	2.8	2.7	2.8	3.7	4.0				
	サンプル数	15	17	12	13	12	5	3	1				

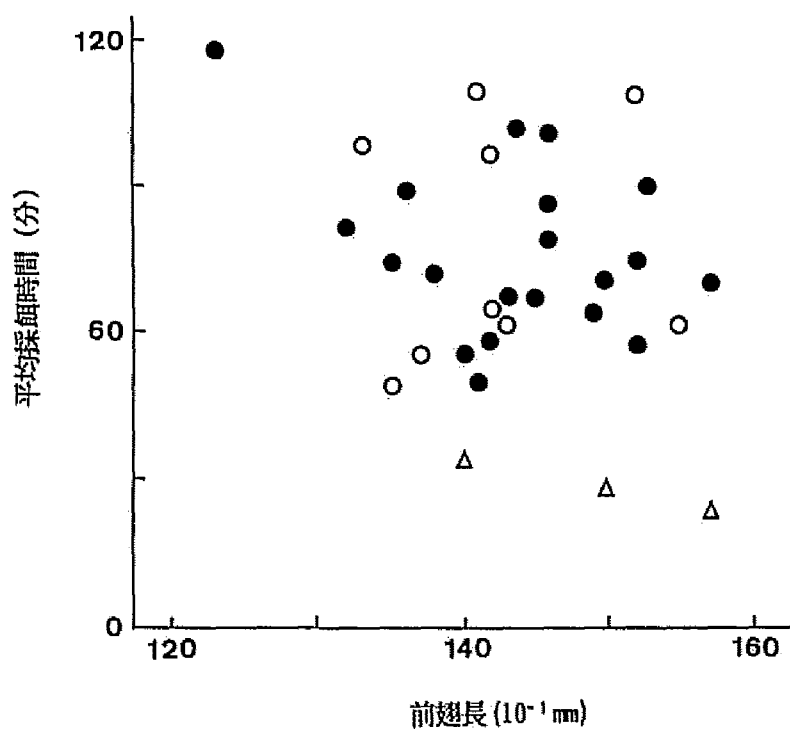


図4-10 オオカバフスジドロバチ第一世代(●)、第二世代(○)、およびオオフタオビドロバチ(△)の前翅長と平均採餌時間の関係。

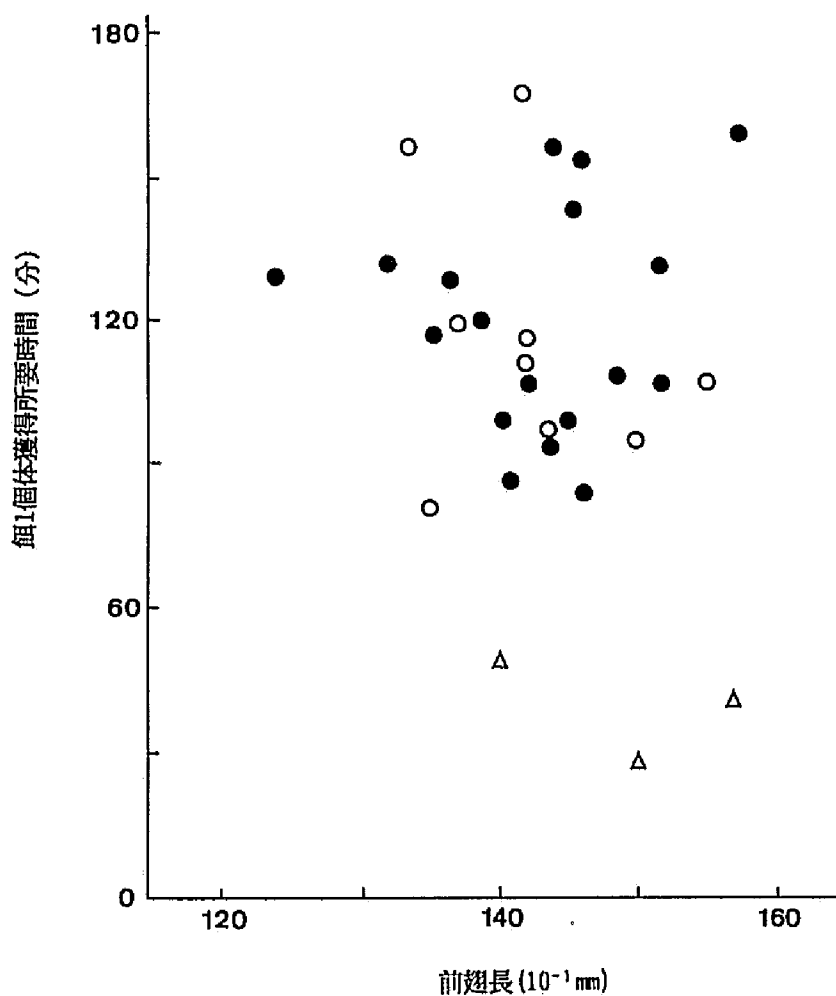


図4-11 オオカバフスジドロバチ第一世代 (●)、第二世代 (○)、およびオオフタオビドロバチ (△) の前翅長と餌1個体を獲得するための所要時間 (合計採餌時間+合計手ぶら帰巢時間)/合計採集餌個体数) との関係。

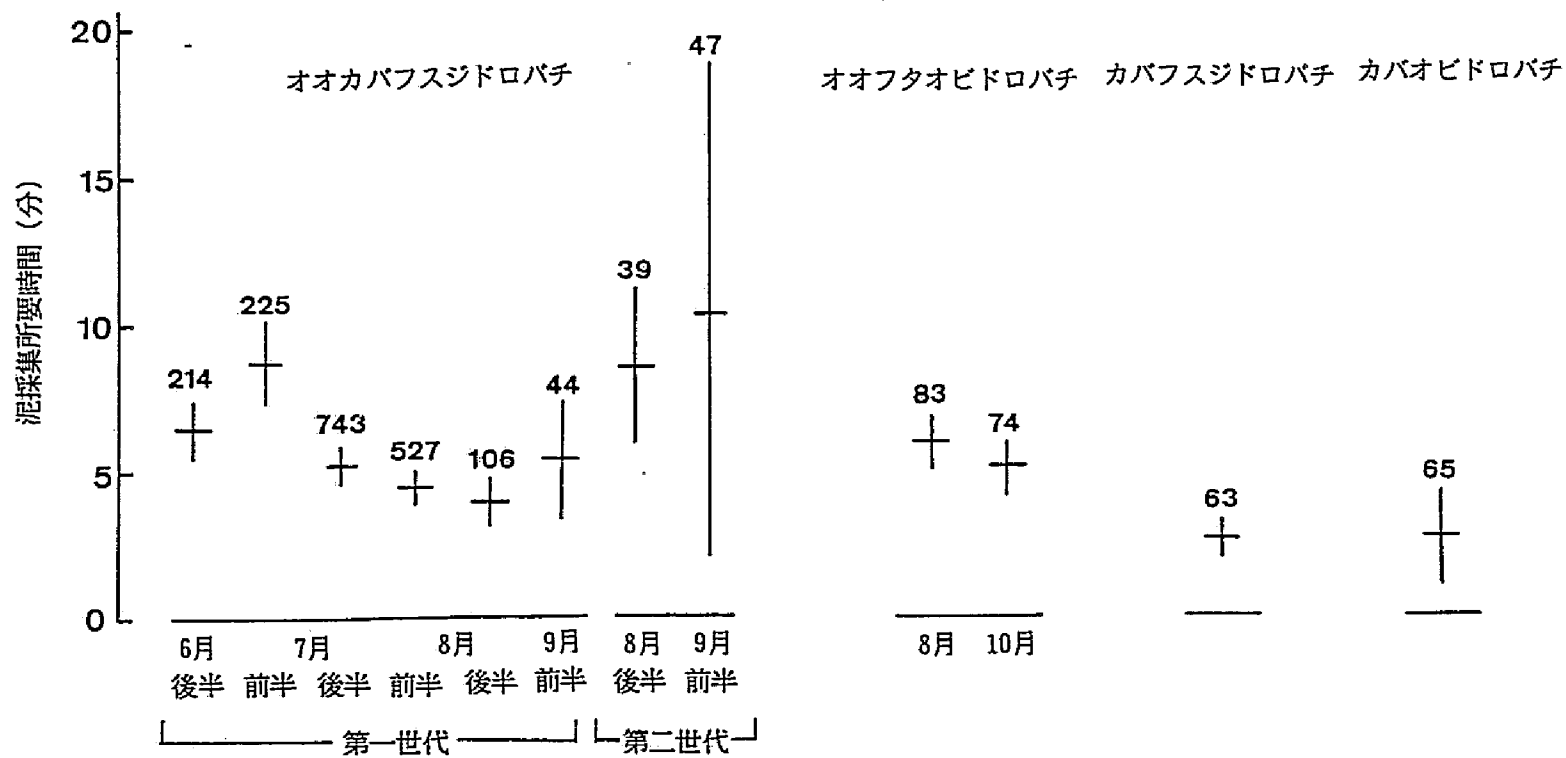


図4-12 4種ドロバチの泥採集所要時間。他巣からの泥略奪のデータは除外している。

次に図4-13および4-14はそれぞれ、オオカバフが他の巣の表面から泥を採集（略奪）する場合の所要時間、および水採集所要時間の季節変化をみたものである。オオカバフは、普通巣から離れた場所で水を採集し、そのまま乾いた土のある場所へ行き、そこで水と土を混ぜ合わせて泥にして、それを巣に持ち帰るが、時に近くの営巢中または放棄された巣の表面から土を採集してきた。この際の行動は、まず水を採集してきてから、その水と他巣の表面の土を混ぜ合わせて泥にして、それを自分の巣に持ち帰るというものである。1回の水の採集によって、3～5回の土の採集が可能であった。この水を巢近辺まで持ち帰るのに要した時間を水採集所要時間、水と巢表面の土を混ぜ合わせ始めてからそれを巣に持ち帰るまでの時間を泥採集（略奪）時間とした。両者共に季節的な変動性はあまり認められなかった。

いずれにしても、泥、水ともにその採集に要する時間は非常に短く、またドロバチの活動時間の中で占める割合も低かった（図4-2および4-3）。このことから、餌が資源の中でもっとも獲得に努力を要することが明らかである。

G. 餌の大きさ

以上述べてきたように、①餌採集に要する時間と餌持ち帰り率がともに種間変異が大きいこと、および②オオカバフについて上記パラメータの季節変化をみると、餌採集時間は変動が小さく、餌持ち帰り率は変動が大きいこと、が明らかになった。そこで以下では、これらの現象の至近および究極要因を探るために、餌の大きさの種間、および種内変異について述べる。

図4-15は餌1個体当りの生重量と1育児室当りの貯蔵餌数をドロバチ4種間で比較したものである。カバフについては餌1個体当り重量が示されていないが、目視により約10～20mgと推測された。季節的な変動は若干あるものの、まず、オオカバフとオオフタオビはともに50mg弱の餌を十数個体、一つの育児室に貯えることがわかる。一方カバフとカバオビはこれと異なり、10～20mgのより小型の餌を約30個体、1育児室に貯えている。1育児室内の餌の総量は1個体のハチを育てるために

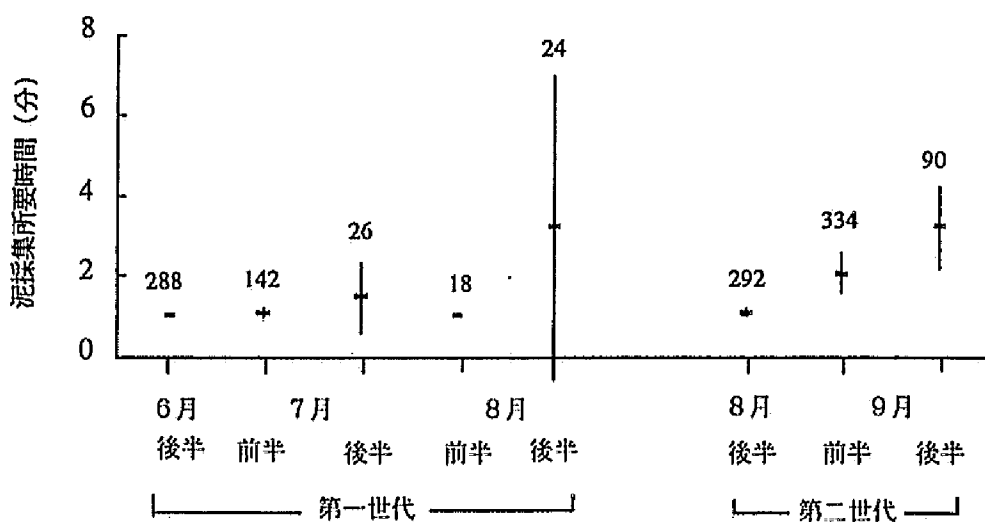


図4-13 オオカバフスジドロバチによる他巣からの泥採集所要時間の季節的变化 (平均±95%信頼限界)。

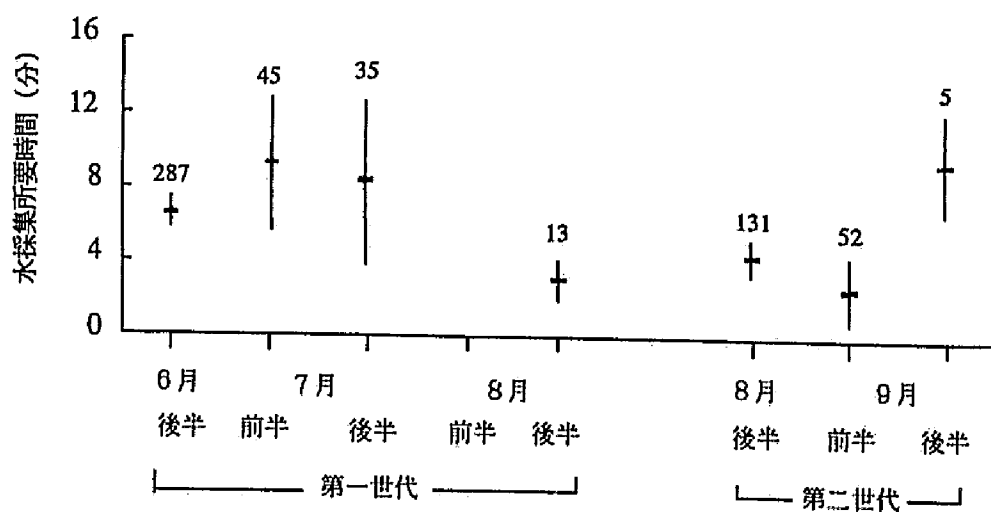


図4-14 オオカバフスジドロバチによる水採集所要時間の季節的变化 (平均±95%信頼限界)。

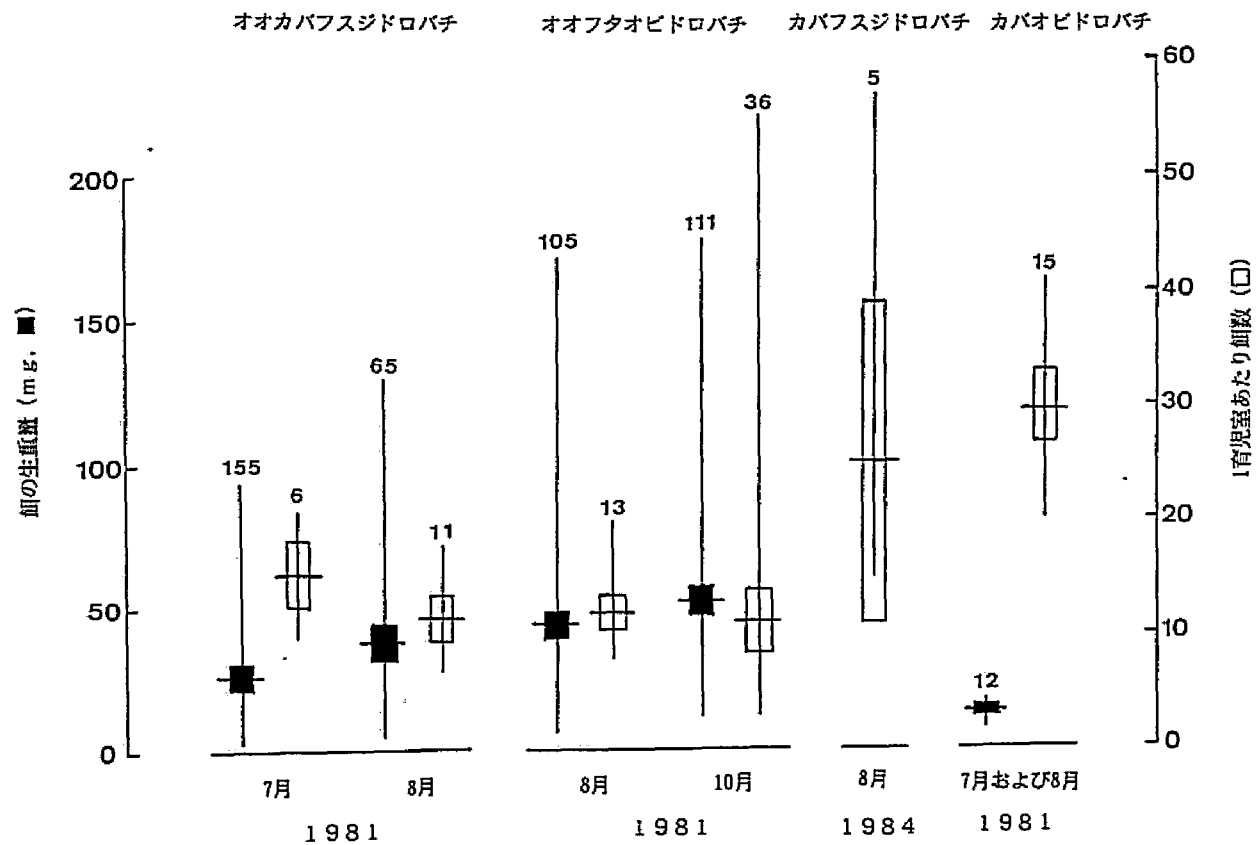


図4-15 4種ドロバチの餌1個体あたりの生重量、および1育児室内の貯蔵餌数（平均±95%信頼限界、縦線は範囲を示す）。オオカバフスジドロバチおよびカバフスジドロバチは随時給食をおこなうため、1育児室あたり餌数は過少評価になっている。

消費されるので、カバフとカバオビは、オオカバフとオオフタオビにくらべて、自分の体に対して相対的に小さい餌を多数とってきていたといえる。参考までにハチの雌成虫の前翅長は、オオカバフ：約14mm、オオフタオビ：約15mm、カバフ：約12mm、カバオビ：約11mmであった。このような同じドロバチ亜科に属するハチ間での餌の大きさ選択の違いが生じている原因について考察するだけの資料はないが、少なくともオオカバフとオオフタオビが採集してくる餌の大きさの上限は、ハチの運搬能力に依存して決まっていると思われる。なぜなら、4種のドロバチともに餌は大顎によって把握することにより空中運搬するが、オオカバフとオオフタオビは餌が100mg以上の場合は、いったん巣の前への着地に失敗すると、もう一度餌をもったまま空中へ飛び上がることは非常に困難であり、いったん高い場所まで歩行により登ってから飛び上がったが、場合によっては餌をその場に放棄することさえ観察されたからである。カバフとカバオビに関してはこのような運搬に手間取るような場面はまったく観察されなかった。

図4-16はドロバチ3種について1育児室当りの貯蔵餌重量を比較したものである。オオカバフは随時給食性をとっているなのでこの値は過小評価になっているが、おおむね種間の体サイズの違いに応じた貯蔵量になっていることがわかる。ハチ幼虫が貯蔵された餌を食い残すことはどの種についても一度も観察されなかったので、子世代のハチの体の大きさはひとえに親による餌の貯蔵量に依存しているといえる。図4-15でみられるように、オオカバフでは季節により餌1個体当りの重量がかなり変化していたが、雌成虫は1育児室内の貯蔵餌数を調節することにより1育児室内の餌の総重量を一定にしている傾向が認められた。これを示したのが図4-17である。オオカバフの第1世代、第2世代ともに育児室内の餌の1個体当り平均重量指数が大きい場合には、その育児室に貯える餌の数を減らしていた。これと同様の現象はすでにCowan (1982)によっても示されている。

次にオオカバフとオオフタオビについてその餌の大きさの季節的、空間的な変動をみる。図4-18はオオカバフおよびオオフタオビによって狩られた餌の体長の季節的な変化を示したものである。いずれのハ

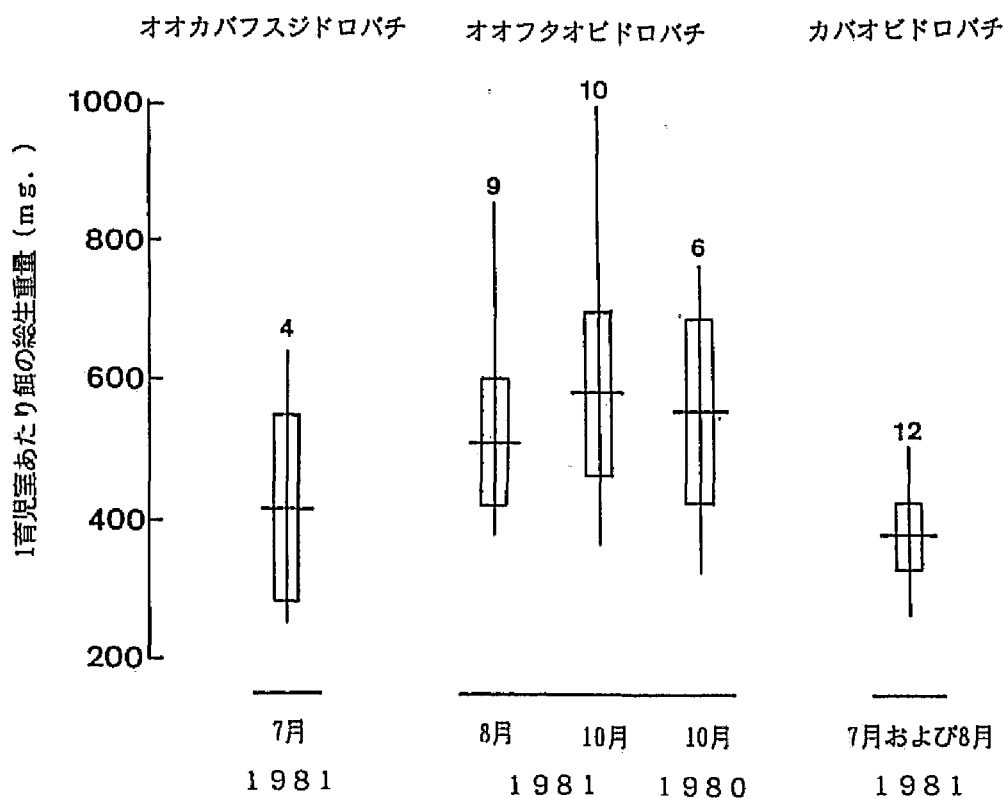


図4-16 3種ドロバチの1育児室あたり餌の総生重量。オオカバフスジドロバチは随時給食をおこなうので過少評価になっている。

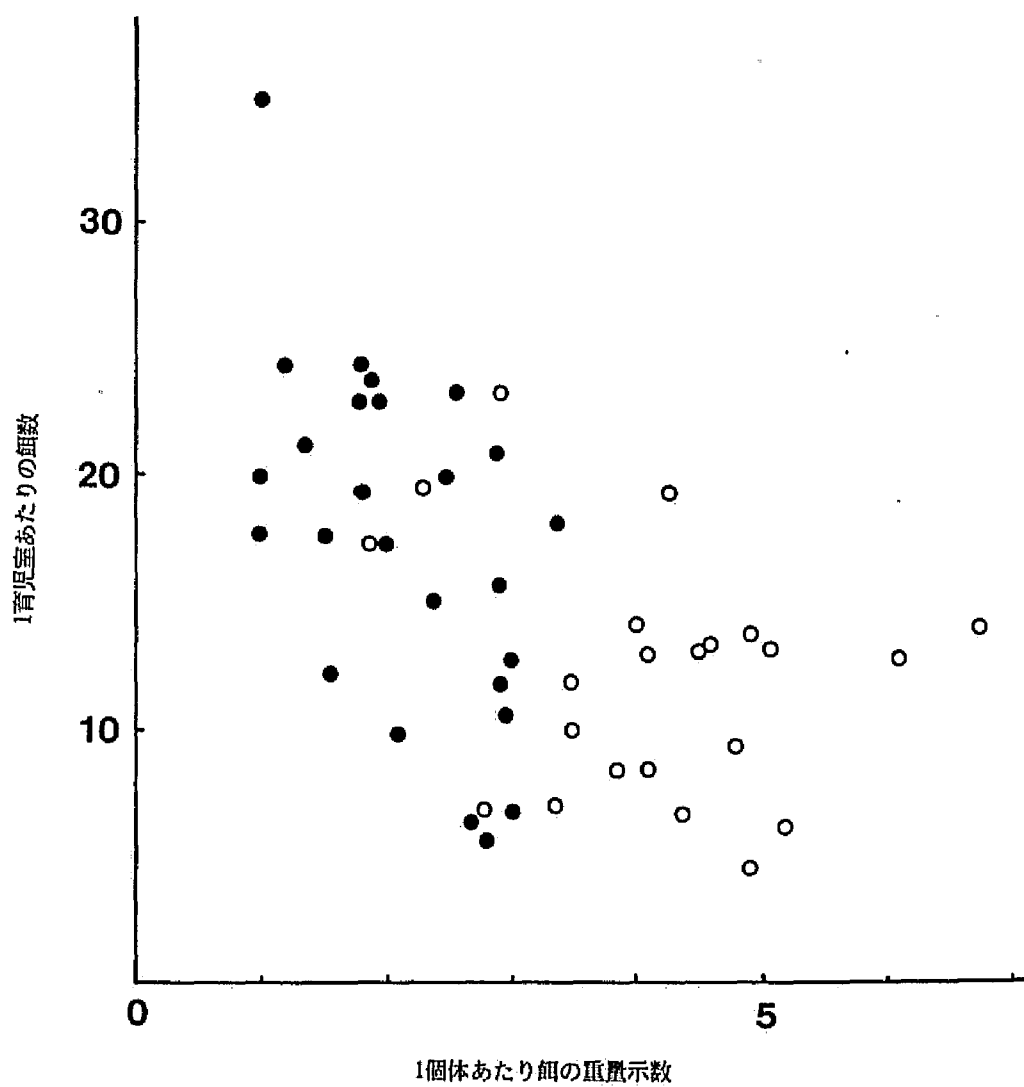


図4-17 オオカバフスジドロバチの餌1個体あたり重量示数（本文参照）と、1育児室あたり貯蔵餌数の関係。

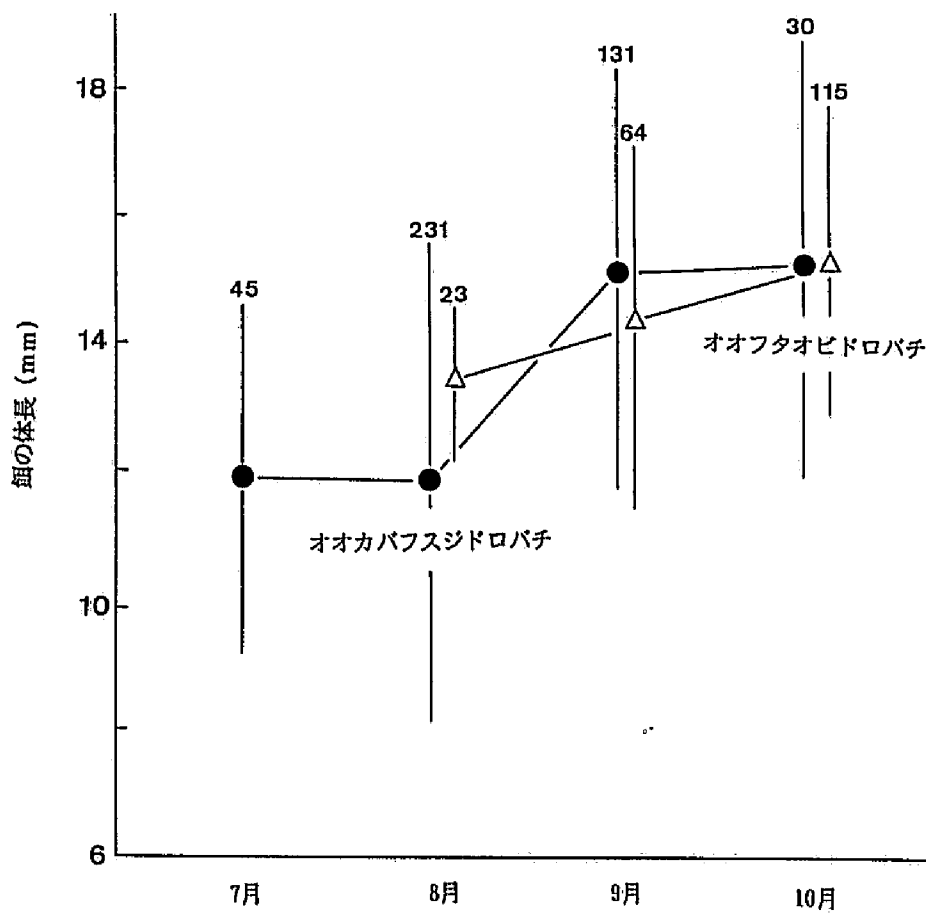


図4-18 オオカバフスジドロバチおよびオオフタオビドロバチの餌の体長における季節的变化(平均±標準偏差、1982年)。

チでも季節が進むにつれて大型の餌を狩ってくることで、また8月～10月にかけては2種とも同程度の大きさの餌を狩ってきていることがわかる。図4-19は餌1個体当りの生重量の頻度分布を2種について月ごとに示している。ハチがある特定の大きさの餌を選んで採集していたのではないこと、平均値の季節的な増加は、主に小型の餌が狩られなくなるかわりに大型の餌が狩られるようになることによって起こっていたことがわかる。表4-6および4-7はオオカバフとオオフタオビの餌1個体当りの大きさの季節的、空間的な変動をそれぞれまとめたものである。平均的にみた場合には季節が進むにしたがって餌が大型化する傾向はあっても、同じ時期でも小生息場所によってその平均値、分散にかなりの違いが認められた。

以上のことより、餌1個体を採集するのに要する時間がハチ種間で異なっていたのは、おもに餌の大きさの相違によること、また大型の餌は発見、捕獲の可能性が低いため、オオカバフやオオフタオビは採餌に一定以上時間がかかると、いったん巣に戻り、あらためて外役をおこなうということがそれぞれ示された。

H. 個体ごとの餌種選択性

ここではハチ個体ごとの餌種構成の多様度が種間で、また同じ種でも季節的、場所的にどのように変化したかをまず示し、その後個体ごとの餌種の選択機構について述べる。

図4-20はドロバチ4種についてその1育児室当りに貯蔵された餌の種多様度を比較し、またオオカバフとオオフタオビについてはその季節的な変化もみたものである。カバフ、カバオビはいずれも1種しか餌を狩っていなかったため、多様度指数は0である。オオカバフは季節が進むにしたがって多様度が下がっていた。全体にみるとオオカバフのほうがオオフタオビよりも多様度は高いが、9月になるとオオカバフもオオフタオビと同じ程度まで多様度が下がった。図4-21はオオカバフとオオフタオビについて1育児室内に貯えられていた餌の種数の季節的な変化を示したものである。すでに述べたようにこの2種はいずれも1育児室に十数個体の餌昆虫を貯える。図4-20（餌の種多様度）と同様の

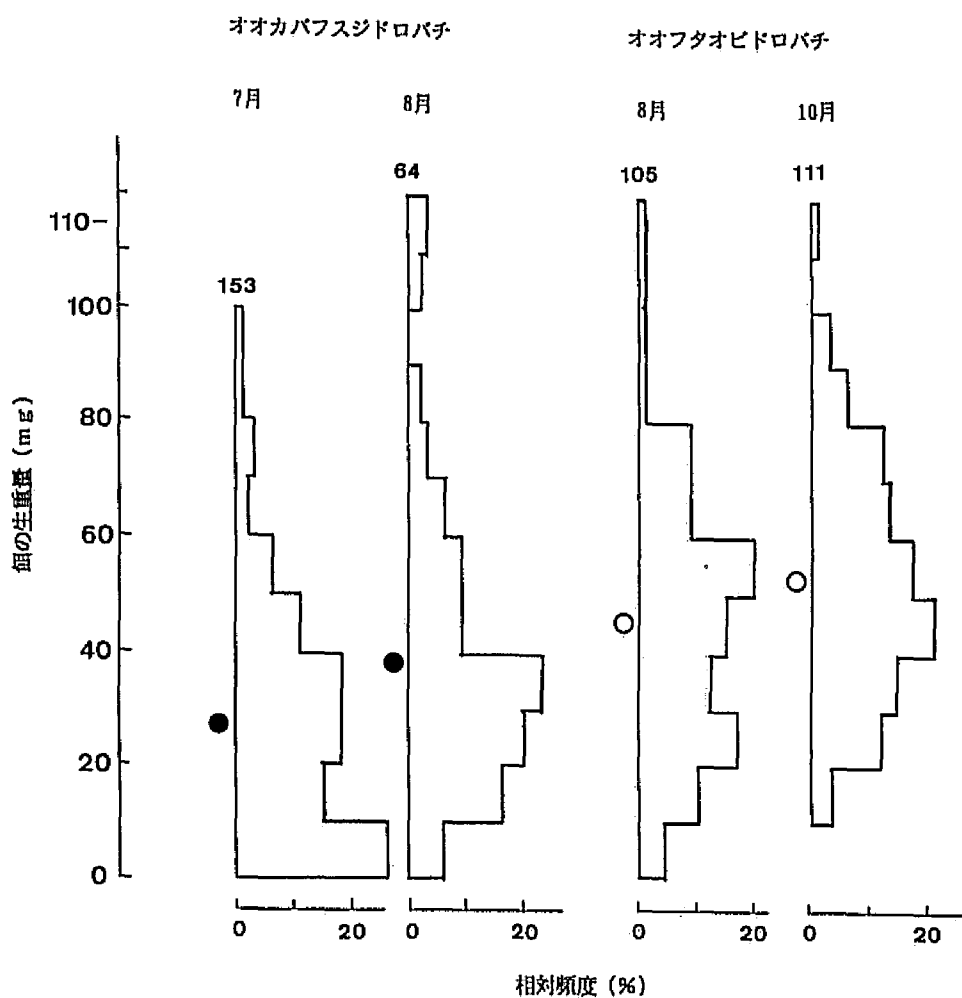


図4-19 オオカバフスジドロバチおよびオオフタオビドロバチの餌1個体あたり生重量の平均および頻度分布。(1981年)。数字はサンプル数を表わす。

表4-6 オオカバフスジドロバチによって狩られた餌1個体あたり生重量(1981年)、体長(1982年)の場所的および時間的变化

小生息 場所名	1981年 (生体重;mg)						1982年 (体長:mm)											
	7月			8月			7月			8月			9月			10月		
	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n
1	29.3	21.6	44	54.4	29.1	11												
2	29	22	41	36.3	21.8	23	12	2.3	32	15.3	4.3	41	16.1	3.2	58	15.2	3.6	30
3										10.4	6.2	84	13.9	3	13			
4				22.1	5.6	12												
6	26.5	6.4	2															
8										13.1	2.9	22						
10	19.5	16.2	39	39.2	36.5	9												
11				24.1	15.8	17				12.6	4	11						
59							12.3	3.3	10	12.1	2.9	19	14.3	2	12			
65										12.4	3	32						
70	35.2	17.8	18							12.9	2.1	32	14.3	3.7	47			

表4-7 オオフタオビドロバチによって狩られた餌1個体あたり生体重(1981年)および体長(1982年)の場所的、時間的变化

小生息 場所名	1981年(生体重:mg)						1982年(体長:mm)					
	8月			10月			8月			9月		
	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n	m	sd	n
1	59.5	9.8	22									
5	39.6	25.1	83									
12				53.2	24.8	76						
47				34.5	15.8	12						
65										12.3	2.7	29
67										15.3	2.4	102
70							13.3	1.1	27	15.9	2.3	45
71							14.9	3.2	47			

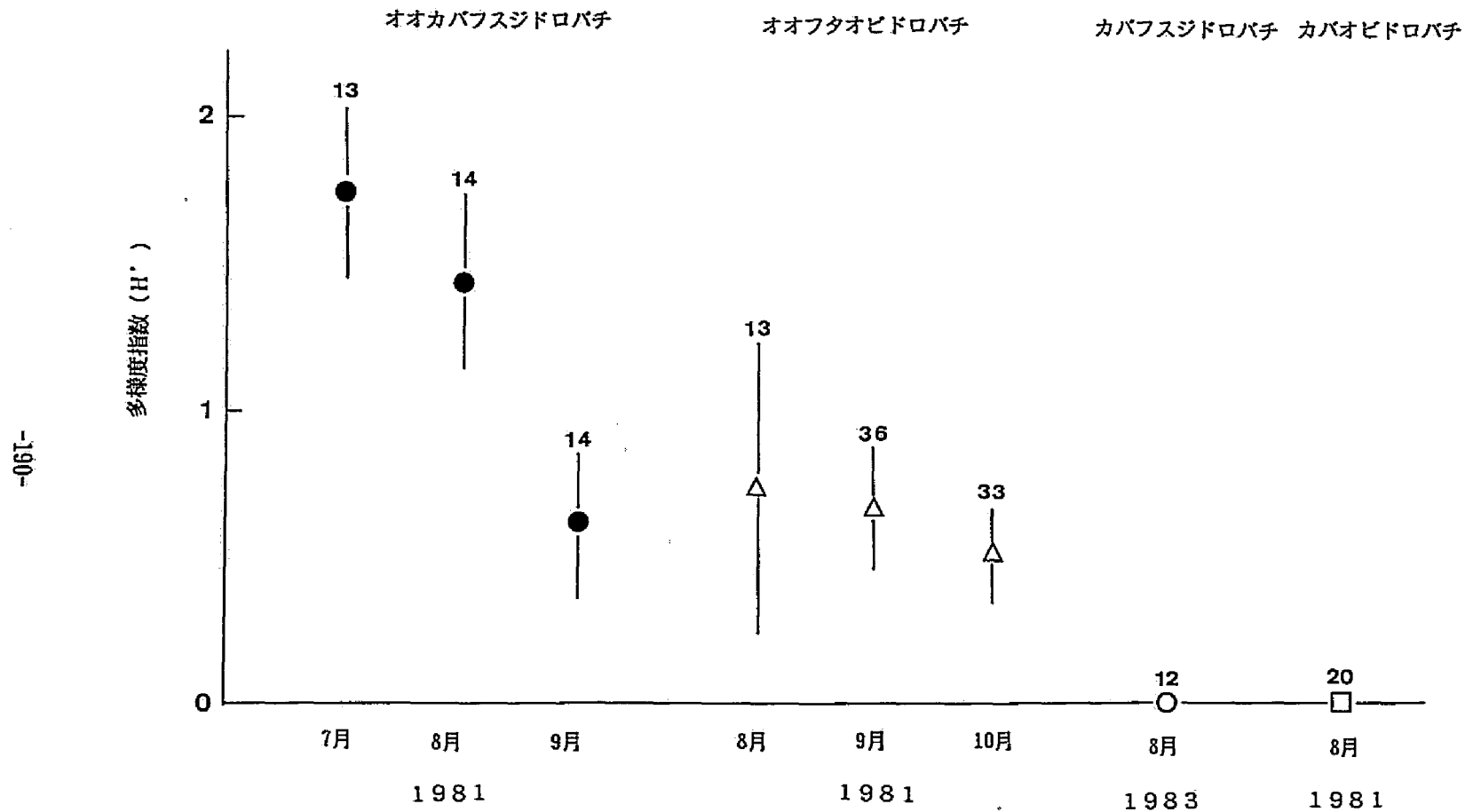


図4-20 ドロバチ4種の1育児室あたりに貯蔵された餌の種多様度 ($H' = -\sum P_i \log P_i$ 、平均±標準偏差)。

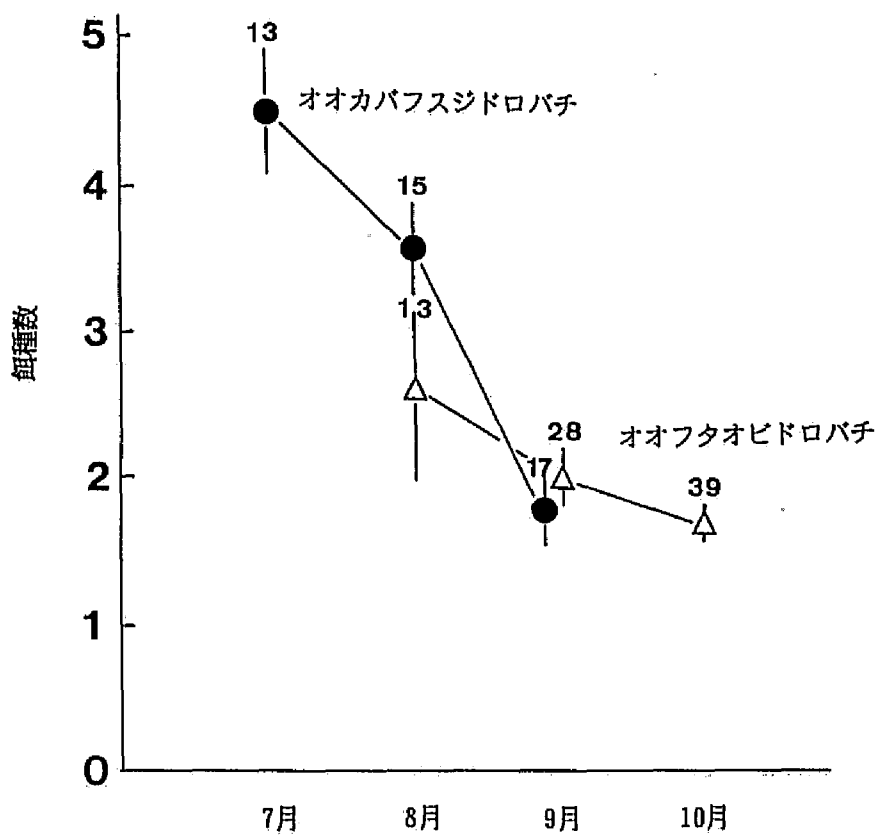


図4-21 ドロバチ2種の1育児室内の貯蔵魚種数（平均±標準誤差）の季節的变化。

傾向がみられたが、特にオオカバフの7～8月には一つの育児室に3～5種類もの餌が入っていることがわかる。

表4-8および4-9はそれぞれオオカバフとオオフタオビについて1育児室当りの餌の種多様度が時間的、場所的にどのような変動を示したかをあらわしている。まず、オオカバフについては年が違っても全体としては季節的に多様度が減少する傾向がみられた。しかし、st.71のように、季節が進むにつれて多様度が増加していくという他の場所とは逆の傾向を示す小生息場所もあった。また同じ時期でも場所によってかなりのばらつきがあることも確かである。一方、オオフタオビでは、どの時期にもまたどの場所でも多様度のレベルがオオカバフよりも低い傾向が認められる。特徴的なのは1981年8月のデータで、st.5を除いたすべての場所で1種（マダラメイガ科の一種）しか餌を狩っていなかった。

ここまでの内容からカバフとカバオビは本調査地においてはほぼ単食性であること、またオオフタオビよりもオオカバフのほうが多様な餌を狩っていることがそれぞれ明らかとなった。

図4-22はオオカバフおよびオオフタオビについて個体ごとの餌種選択性が時間的にどのように変化したか示したものである。ここには2～3種の主要な餌種についてそれが1育児室内の全餌数に占める割合の時間的变化を示してある。オオフタオビについては1個体が連続して9育児室(B)、12育児室(G)をつくった例によって明らかのように、主に狩る餌種は常に1～2種であり、それが時期の進行と共に少しずつ変化していく。これに対し、オオカバフでは例数は少ないが、育児室ごとの主要餌種の変化の程度がオオフタオビよりも大きかった。これは、オオフタオビでは1つの育児室を完成するのに約1～2日ですむのに対し、オオカバフでは約1週間要することに起因していると思われる。しかし、1育児室内の餌種の多様度の種間差をこのような育児室の完成所要日数の違いだけで説明するのは難しいだろう。約1週間程度で小生息場所周辺の餌昆虫相が大きく変化し、それがオオカバフの育児室内の餌種の多様性につながっているとは考えにくいからである。なお、オオカバフの29個体について、その一生の間の餌種選択性の経日変化を付録3に

表4-8 オオカバスジドロバチの餌における1育児室あたり多様度(H')の場所的および時間的变化

[illegible]

表4-9 オオフタオビドロバチの餌における1育児室あたり多様度 (H') の場所的および時間的变化[illegible]

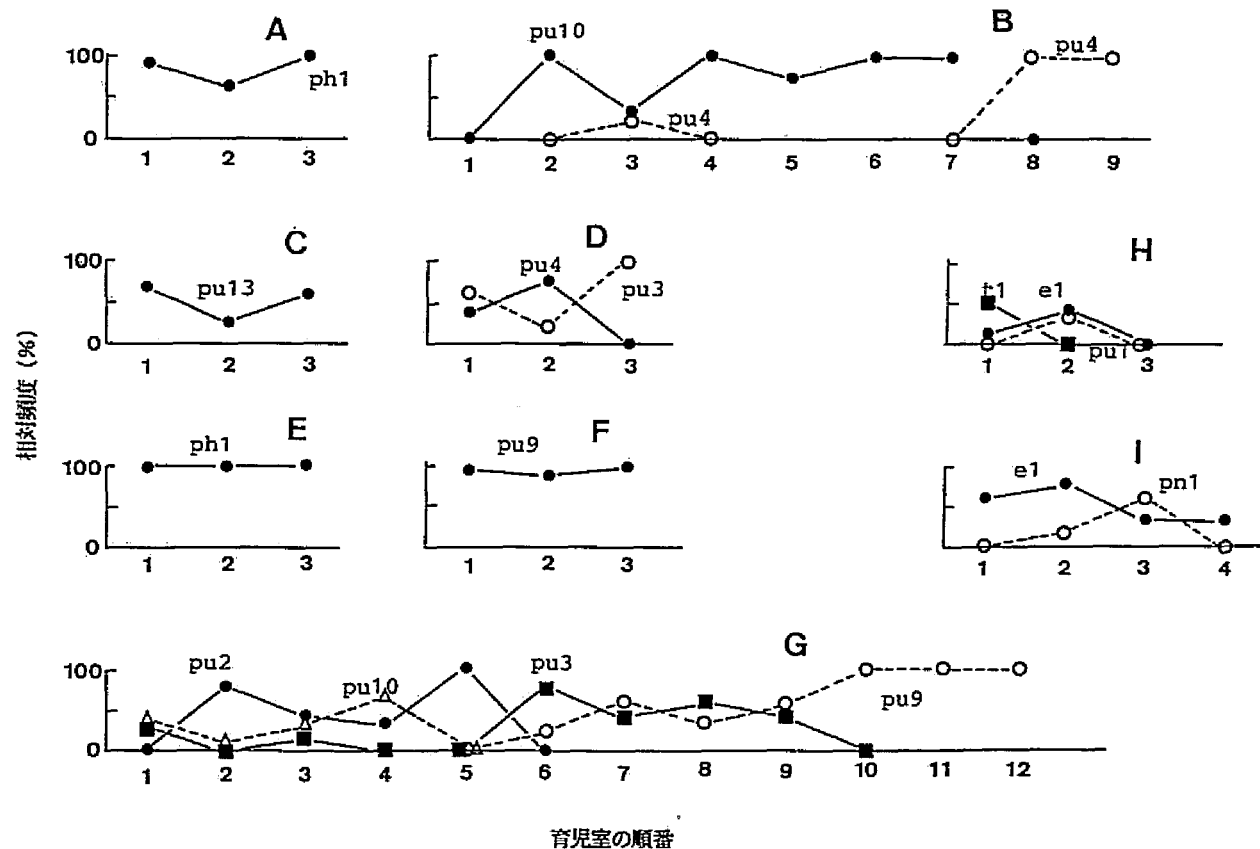


図4-22 ドロバチ2種の個体ごとの餌種選択性の経時の変化。縦軸は、各種餌種の1
育児室内における相対頻度(%)を、横軸は育児室の順番をそれぞれあらわす。A~
G: オオフタオビドロバチ、H, I: オオカバフスジドロバチ(1981年8月~10月)。餌
種の記号は表4-1、および表4-2に対応している。

示しておく。

最後にオオカバフの餌種選択性についてそれが、無作為の選択なのか、それともある種の餌を狩り始めたら連続してその餌ばかり狩ってくる傾向があるかという点について述べる。図4-23は、オオカバフ各個体について、ある餌種を平均何回連続で狩ってきたかと、その餌種が全体に占める割合との関係を示した図である。ランダムな餌種選択をおこなっている場合の曲線と、ほぼ近い値が得られた。オオフタオビについての同様な情報はないが、前に述べた植物上での餌探索行動からは、オオフタオビは同じ餌採集場所を連続して何回も訪れ、同じ種の餌を狩ってくる傾向があるといえよう。次に表4-10にオオカバフが同じ餌種を連続して狩ってきた場合と違う餌種を狩ってきた場合とでその採餌時間、および採餌間隔を示した。この表から、オオカバフは同じ餌種を狩ってきた場合に採餌時間や採餌間隔が短くなる傾向は認められなかった。すなわち、連続して同じ餌種を狩ってきた場合は、たまたまランダム探索していて同じ種が連続的に採集できたにすぎないことをこの表は示唆している。

4-3-3 餌資源の空間的変動性とハチ個体群の動態

ここでは、第2章で示されたオオカバフの各小生息場所間での営巣個体数の変異の原因が何であるかについて、おもに餌資源の獲得効率の空間的な変動性という観点から検討する。

図4-24はオオカバフの営巣場所（稻城竹）が十分に存在する小生息場所におけるオオカバフの完成巣数と、小生息場所から半径200m以内に存在する広葉樹の樹冠面積との関係を示したものである。すでに前に述べたようにオオカバフの餌であるメイガ、ハマキガ類はおもに広葉樹の葉上に生息していたので、その樹冠面積はこれら餌昆虫個体数の相対的な指標として採用できる。図から樹冠面積が小さい小生息場所では営巣数が少ない傾向が認められ、特に樹冠面積が100アール以下の小生息場所では営巣数が非常に少なかった。表4-11は、各小生息場所における完成巣数と、半径50、100、200、および300m以内の樹冠面

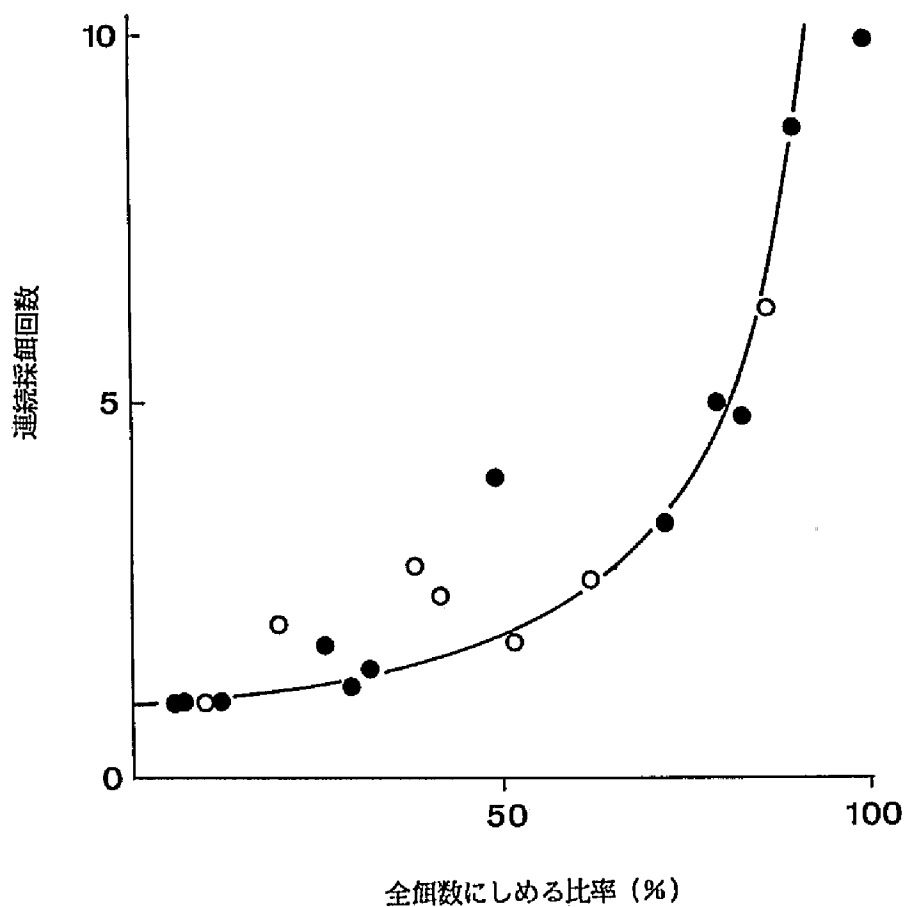


図4-23 オオカバフスジドロバチが、シマメイガ亜科の一種 (pn4、●) およびマダラメイガ亜科の一種 (ph12、○) をそれぞれ採集する際、その種を平均して連続何回採集したか (縦軸) と、全魚数にしめるその種の割合 (横軸) との関係。各プロットはハチ1個体を、曲線はランダムな餌種選択をおこなった場合の期待値をそれぞれあらわす (1982年、st71)。

表4-10 オオカバフスジドロバチが同種の餌を連続して採集した場合とそうでない場合における餌採集所要時間および餌採集後の巣内での滞在時間の比較(1982年、st.71)。

	同種の餌を連続して 採集した場合	前回と異なる種を 採集した場合	P
餌採集所要時間(分)	51.2±39.7	61.3±42.9	n s
巣内滞在時間(分)	5.7±10.4	7.8±13.5	n s
平均±標準偏差			

表 4-11 オオカバフスジドロバチの営巣完了竹数と周囲の広葉樹面積の直線回帰分析結果

	広葉樹面積			
	50m以内	100m以内	200m以内	300m以内
r	0.47	0.57	0.71	0.64
p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
n	51	51	51	51

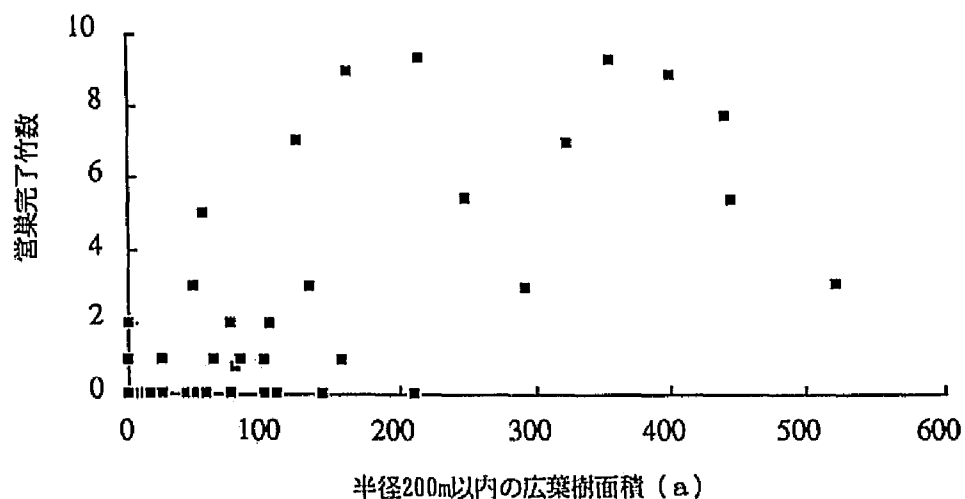


図4-24 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における営巣完了竹数と小生息場所から半径200m以内の広葉樹面積の関係。

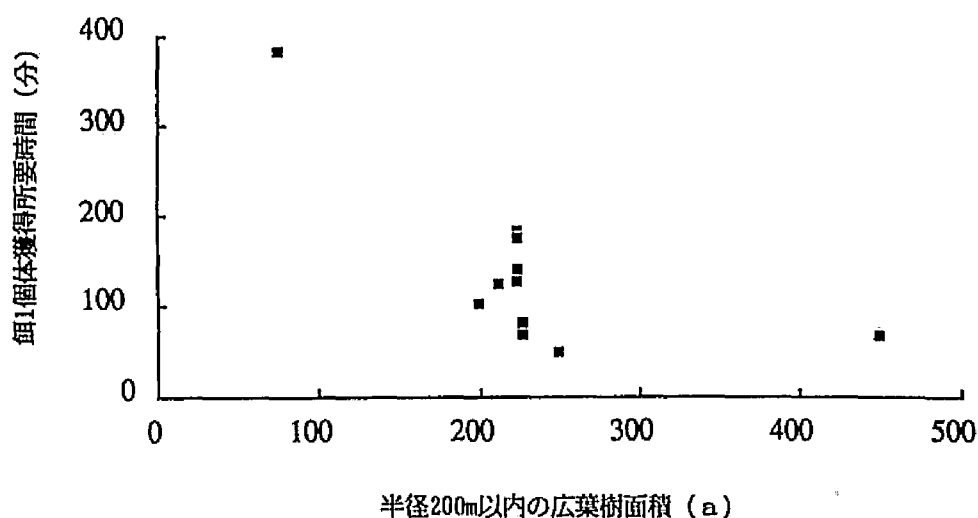


図4-25 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における餌1個体獲得所要時間と、半径200m以内の広葉樹面積の関係。

積との直線回帰分析の結果をまとめたものである。いずれにおいても正の相関関係が認められたが、特に半径200m以内の樹冠面積との間で相関関係が強かった。このことから、営巣場所が十分に存在する小生息場所におけるオオカバフの営巣数のレベルは、周囲の餌資源量に大きく左右されることが明らかとなった。

では、具体的には餌資源量はどのような形で営巣数のレベルに影響するのであろうか。図4-25は、各小生息場所におけるオオカバフの餌1個体獲得所要時間と半径200m以内の樹冠面積との関係を示したものである。1点ではあるが、樹冠面積の小さい小生息場所では採餌に時間がかかっていることがわかる。

図4-26は、オオカバフの餌1個体獲得所要時間と、営巣個体数との関係を示した。特に直線で結んだ同一小生息場所についてみると、営巣数が季節的に変動しても獲得時間はほとんど変化せず、餌をめぐる密度依存的な競争関係は各小生息場所において認められないことがわかる。

ここまでの各小生息場所における餌資源に関する情報をまとめたのが、表4-12である。周囲に広葉樹が少なかったのは1984年のst.31であるが、ここで餌獲得所要時間が長かった理由は、採餌時間および手ぶら帰巣時間が長かったためではなく、餌持ち帰り率が低かったためであった。オオカバフは、餌が獲得できない場合、外役時間を延長するのではなく、いったん巣に戻り、あらためて外役にでかけていることがここでもまた明らかとなった。

本調査地において各小生息場所の周囲の広葉樹樹冠面積がどの程度であったかの全体像を図4-27に示した。小生息場所間で非常に変異が大きいことがわかる。

4-4 論議

動植物の空間的な分布が、さまざまな物理的（気温、湿度など）、および生物的（捕食、種間競争など）要因によって厳しく制限されて

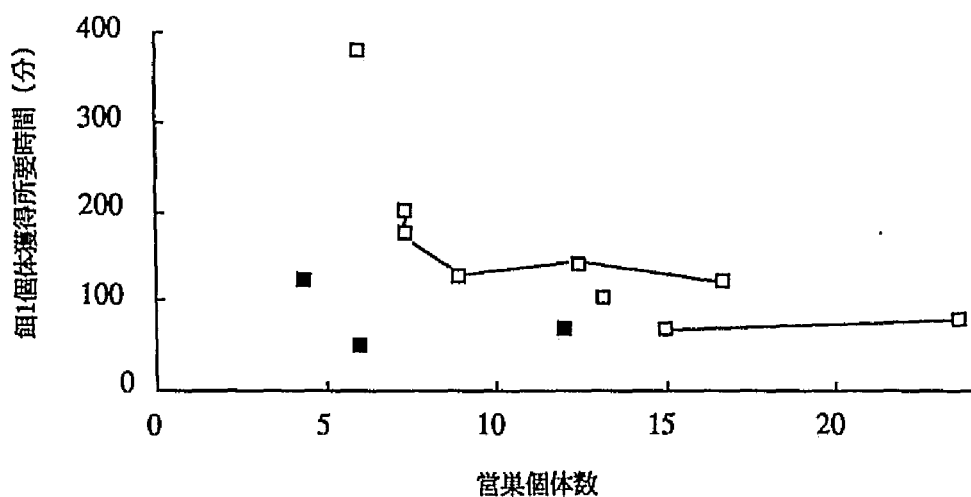


図4-26 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における餌1個体獲得所要時間と、巣巣個体数の関係。□：十分に巣巣場所（竹筒）が存在する小生息場所、■：巣巣場所が不足している小生息場所。直線で結んだ点は、同一小生息場所の季節による変異を示している。

表 4-12 オオカバフスジドロバチの採餌パラメータの時間的、空間的変動

site年- 月 世代	前・後半	営巣数*200ml以内の 広葉樹面積 (m^2)	採餌時間 (分)	手ぶら帰巣 時間** (分)	採餌 成功率	餌1個体 獲得所要 時間(分)
6 81 8	後	6 250	42	30	85%	48
71 82-1 7	前	17 225	71	97	65%	123
71 82-1 7	後	12 225	63	55	41%	140
71 82-1 8	前	7 225	84	83	46%	183
71 82-2 8	後	7 225	65	70	39%	176
71 82-2 9	前	9 225	72	62	53%	126
50 83 7	前・後	4 213	59	106	63%	123
2 83 7	前・後	13 200	63	93	71%	102
25 83 7	前・後	24 228	62	84	83%	80
25 83 9	前	15 228	48	47	70%	68
31 84 7	後	6 75	54	60	15%	382
33 84 8	前	12 450	60	30	79%	68

*: オオカバフ、およびオオフタオビの合計営巣個体数

**: 所要時間6分以上のデータの平均

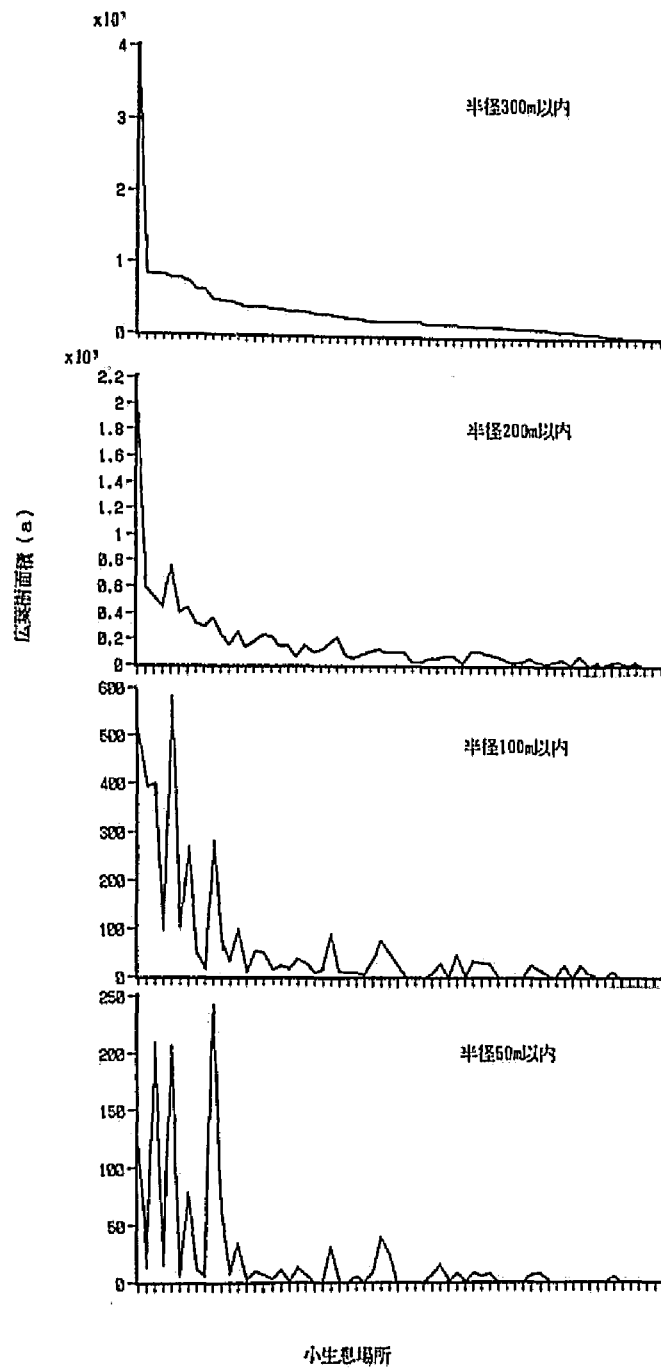


図4-27 各小生息場所の周囲に存在する広葉樹面積。

いるという事実はすでに広く知られている (Krebs, 1985 など)。これらの制限要因の中でも特に資源は、その種にとって必要な一連の資源がそろっている場所にしか生物は分布できないという意味において生物の空間分布を規定するもっとも基本的な要素であろう。

資源は、その存在の有無だけでなく、その量もまた動物の個体数の空間的変動性に大きな影響を与えている (Dempster & Pollard, 1981;

Ohgushi & Sawada, 1985 など)。これらの研究においては、資源量の多いパッチほど個体数が多くなり、また資源量当りの個体数 (個体群密度) が密度依存過程を通じて一定になっていた。また、資源の質の違いが空間的なパッチ間の密度の差をもたらしているという報告

(Onuf, Teal & Valiela, 1977; Webb & Moran, 1978) や、パッチ内における資源の空間配置様式が動物数のパッチ間密度の差を生みだしているという報告 (Root, 1973; Bach, 1980; Kareiva, 1983) もされている。

上記の研究はほとんど植食性動物に関するものである。一方、肉食性動物、とくに中心点採餌をおこなう動物に関しては、その空間的な個体数分布が、資源の量や質によってどのような影響をこうむっているかについてはほとんど研究がないのが実態である。鳥類については Krebs (1971) が、シジュウカラの食物資源量やテリトリー形成のための空間資源量を人為的に制限することによって、その個体群密度におよぼす影響を調べた。かれの結論、および従来のシジュウカラの個体群動態に関する諸研究 (Kluijver & Tinbergen, 1953; 長谷川, 1973) から、その個体数の空間的な変異性は食物量ではなく、テリトリー空間をめぐる種内競争によりもたらされていることが明らかとなっている。

本章では特にオオカバフの個体数の空間分布が、餌資源の獲得効率の空間的変異によって大きく影響を受けていることが示された。ただし、それは上記の植食性昆虫に関する諸研究において示されたような密度依存的な個体数調節機構としてではなく、密度非依存的な過程としてはたらいっていた。このようにオオカバフの場合に資源量が密度非依存的な個体数抑制要因になっていた理由は、植食性昆虫類の場合に

は常に資源の近傍で生活しているため、種内競争さえなければ容易に資源が獲得できるのに対し、中心点採餌性動物では餌の探索、発見が通常きわめて困難であるためと考えられる。後者では、資源をめぐる種内競争がおこる以前に、捕食者や寄生者の密度依存的作用によって個体数が調節・抑制されたり（ドロバチ類）、テリトリー制によってそれ以上の個体数の増加が抑えられたり（シジュウカラ）するため、巣の周囲にもともとどれくらいの密度で餌昆虫が生息しているかによって餌獲得効率は大きく左右され、それが個体数レベルをも規定しはするが、それはあくまで密度に依存しない要因としてしかはたらいでないのであろう。ただし、中心点採餌性動物の中でもハナバチ類では、餌をめぐる種内、および種間競争が明らかに起こっている (Heinrich, 1976b; Inouye, 1978; Pleasant, 1981)。これは彼らの資源である花が、捕食性動物にとっての餌生物とはまったく逆に、自分を目だたせようとしていることによっているのであろう。

第5章 営巣場所選択行動と移動分散

5-1 はじめに

前章までで、ドロバチ類の個体群動態を規定する要因として、外敵および餌資源が重要であることを示してきた。しかし、かれらにとって餌資源を獲得したり、外敵の攻撃をかわす前にしなければならないこととして、まず営巣場所の確保という問題があることを忘れるわけにはいかない。本章では、この点に関して特にオオカバチをとりあげ、まずその営巣場所選択がどのような機構によっておこなわれていたかについて詳細に検討した後、営巣場所資源の季節的消長とハチの営巣場所選択行動、および個体群動態との関連について述べる。また、営巣場所の資源としての重要性とハチの社会性進化との関係についても考察を加える。

従来、真社会性以外のカリバチ類の巣獲得行動については、かれらがどのような材料を用いて、どのような場所に巣を作るか、また巣作り時の細かい行動はどうかなど、主に自然史的な観点から記載されてきた（岩田，1971の総説）。これに対し、Brockmann (1980a) はアナバチ科の一種について巣穴を掘る時間、巣穴の長さなどを測定し、巣穴が一定の長さに達したということが巣作りを終えるきっかけになっていることを示した。また遠藤 (1980) はオオシロフベッコウバチにおいて、巣穴を掘るのに要する時間が地面の状態によって異なり、時間がかかるほどニクバエの一種によって寄生される確率が高まることを示した。一方、Brockmann & Dawkins (1979) はアナバチ科の一種が自分で巣を作る場合と他のハチが作った空巣にはいりこむ場合とで単位時間当りの産卵数がほぼ同じになることを示し、Brockmann, Grafen & Dawkins (1979) は、これを厳密な意味での進化的に安定な混合戦略 (mixed ESS) であると位置づけた。このようなカリバチ類の巣作りに関する最近の定量的な研究は、巣作り行動が他の要因とからまって彼らの生活の中で重要な部分を占めていることを示している。

ハチ類の巣作り行動に関しては特に最近、ハチ類の真社会性の進化にかかわる生態的要因として、外敵に対する防衛効果に加え、親世代の巣の再利用の影響があげられている (Gadgil, Joshi & Gadgil, 1983; Brockmann, 1984; Krebs & Davies, 1987; Weislo, Low & Karr, 1985)。すなわち、カリバチおよびハナバチ類では一般に巣作りのコストが高いため、他の場所に移動して新たに巣を築造（または掘坑）するよりも、同一生息場所にとどまって親世代の巣を再利用する方が有利であり、このことが、親世代と子世代の接触確率を高め、ひいては協同営巣性をもたらしたのであるという仮説である。本章ではこの点について、実際に親の巣を利用する方が有利かどうかについて、まず巣作りに要する時間および泥の量が、営巣する竹筒の切口の直径の違いや、自分で巣作りするか空き巣にはいりこむかの違いによってどう異なるかを示し、次に巣作りする場合と入り込む場合とで次世代成虫生産数がどう違っていたかについて述べる。Brockmann & Dawkins (1979) はアナバチ科の一種について同様な比較をおこない、単位時間当りの産卵数を適応度の指標とすることにより、自分で巣作りする場合と入り込む場合とで同程度の適応度が得られることを示した。本研究では、産卵後の子世代の生存率も親世代の巣獲得法の影響を受ける可能性が高いと考え、適応度の指標として次世代成虫生産数を採用した。このように本章の目的の第一はオオカバフの巣獲得行動の決定機構とその適応性を探ることにある。

親世代の巣を再利用するという性質は、本研究においては亜社会性であるオオカバフおよびカバフにおいて特徴的に認められたが、このような特性は集団営巣性をもたらし、一方で寄生者の集中をまねくことにより、その個体群動態の特性をも規定していた。また、親世代の巣の利用可能性の時間的、空間的変動にハチがどのように対処するかという点もハチ個体群の動態との関連で興味深い。しかし、これらの点については従来定量的な指摘がまったくなされていない。以上のような観点から、中心点採餌性昆虫における巣の再利用と個体群動態との関連を探ることが本章の目的の第二点である。

5-2 調査方法

5-2-1 営巢中の行動

1982年6月から10月にかけて、オオカバフとオオフタオビについて、雌成虫が営巢活動を開始する早朝から、活動を終える夕刻まで、後に述べる小生息場所において連続的に個体別の行動観察をおこなった。この観察は雨天の日などを除いて、基本的に毎日、ハチの営巢期間を通じておこなった。1981、1983、および1984年には、このような行動観察を日中（6時から16時の間）に、数時間（もっとも短くても3時間）不定期におこなった。本調査は第4章の調査方法の節で説明したものとまったく同様にしておこなったので詳細は第4章を参照されたい。

5-2-2 利用可能な営巢場所

各種カリバチ類が営巢可能な竹筒の数を、毎年冬期にすべての小生息場所について竹筒の直径別に記録した。このうち、ハチの完成巣が存在する竹筒については内部の育児室数および泥の乾重量を計測した。

1982年6月から10月にかけて、st. 71に存在する利用可能な竹筒、営巢中の竹筒、および営巢が完了した竹筒の数をそれぞれ約2～3日おきに調べた。

5-2-3 営巢場所としての竹筒の特性

オオカバフに利用された竹筒についてその内径、長さ、および内部に作られた巣数、育児室数についての調査を1986年11月に香川県木田郡三木町二ノ坂（標高約400m）においておこなった。同年4月に設置した人工竹100本、および10年以上継続的に設置されている稻城竹約100本について、同年11月までにオオカバフに利用されたものについて調査をおこなった。

5-3 結果

5-3-1 営巣場所の種間比較

本調査地においては、オオカバフ、オオフタオビ、カバフ、およびカバオビの4種のドロバチ類は、既存のあるいは人為的に設置した竹筒の内部に営巣することが多かった。なお、以後「営巣」とは、雌成虫が巣作りをはじめてから産卵、資源採集をへて巣の入口を閉じた後、巣を去るまでの巣をめぐっておこなわれる雌成虫の行動全般をさすことにする。代表的な2種（オオカバフとオオフタオビ）の営巣スケジュールの典型例を図1-2に示した。オオフタオビなど、オオカバフ以外のドロバチ類は、竹筒の内部のゴミなどを大顎によって数回外へ捨てれば、すぐに産卵、採餌を始めることができるので、竹筒さえ発見すれば巣の獲得は非常に容易である。これに対しオオカバフでは巣の構造上（図1-1）、より多くの泥を使って巣作りするため、その巣の築造に要する日数は4-9日間と、非常に長い（図1-2）。

実際には、オオカバフは2通りの巣獲得方法をとっていた。その第一は、自分で巣作りをする築造法であり、もう一つは成虫羽化後の穴があいている古い巣や、他の成虫が作った煙突のついている巣の中に入り、それを利用する入り込み法である。ここで、稲城竹の切り口の内部にオオカバフの巣が形成されいく過程を述べる。まず、1頭の雌バチが泥を運び込んで第1巣を築造する（築造法）。次に第2の個体、またはさきの第1個体が、部分的に第1巣の泥も利用しながら、その横に第2巣を築造する（築造法）。あるいは、第1巣から羽化した個体、またはよそから移動してきた個体が、第1巣内部の成虫が羽化した後の空室となった育児室を掃除して再利用したり（入り込み法）、すでに営巣している他個体を追い出して巣を乗っ取る（入り込み法）。いったんこのような複数の巣の集合体（複合巣）ができれば、その後は世代の交代のたびにハチやその寄生者の羽化穴があき、ハチがそれを再利用

することにより、その巣は何世代にもわたって使用されるようになる。小生息場所内にこのような複合巣が増えてくれば、ハチは巣を築造する努力を払わずに、羽化穴や他のハチの作った巣に入り込むほうが有利のようにみえる。本章ではおもにこのオオカバフの巣獲得行動の決定機構とその適応性について詳しく述べるが、ここではまず、4種のドロバチそれぞれの、調査地における竹筒の利用状況について述べておく。

まず、各種ドロバチ類が選択した竹筒の内径を表5-1に示した。すでに第1章で述べたように本調査地には内径0.3～5.0cm程度の竹筒が充分存在していた。オオカバフ以外の3種は種ごとに選ぶ内径がおおむね決まっており、選択の範囲が狭いことがわかる。またこれら3種については内径の選好性がかなり重なっているといえる。これに対し、オオカバフでは細い竹筒(0.9cm)から太い竹筒(3.4cm)までいろいろな太さの竹筒に営巣できる可塑性をそなえていることがわかる。

図1-1のドロバチの巣の内部構造から明らかなように、オオカバフ以外の3種は、育児室の内径が竹筒のそれと一致していることから、1本の竹筒に1巣以上の巣が作られることはありえない。これに対し、オオカバフでは、内径約2.5cm以上の太い竹筒(稻城竹はほとんどがこの太さである)に営巣した場合、第1の巣の外壁と竹筒の内壁との間に間隙ができ、この部分に第2、第3の巣が作られることが多かった。一方、オオカバフが人工竹(内径2.0cm以下)に営巣した場合にはすべて1本の竹筒に1巣しか作らなかった。

表5-2には竹筒1本当たりの育児室数を4種ドロバチ間で比較した。カバオビが竹筒を無駄なく利用することにより多数の育児室を設けるのに対し、それ以外の3種では育児室間や巣の入口付近に空室を作ったり(オオフタオビおよびカバフ)、竹筒内部の一部分しか営巣場所として利用しなかった(オオカバフ)ため、いずれも育児室は2～3室程度であった。各種とも育児室の長さは1～3cm、竹筒の長さは人工竹の場合10～30cm、オオカバフのみが利用した稻城竹の場合3～10cm程度であった。

小生息場所ごとの竹筒の存在数と利用数を、図5-1、5-2、5-3に、そ

表5-1 ドロバチ4種が利用した竹筒の内径 (mm) の比較。

	オオカバフスジ	オオフタオビ	カバフスジ	カバオビ
平均±95%信頼限界	20.0±3.4	10.5±0.6	8.0±0.8	8.0±1.13
範囲	9~34	7~14	5~11	7~9
サンプル数	20	29	24	3

表5-2 ドロバチ4種の巣あたり育児室数。

	オオカバフスジ				オオ フタオビ	カバフスジ	カバオビ
	稲城竹		人工竹				
	完成巣	放棄巣	完成巣	放棄巣			
育児室数 (平均±SD)	2.0±1.2	1.3±0.5	2.3±1.3	1.2±0.4	2.6±1.4	2.1±1.1	8.0±2.7
範囲	1-5	1-2	1-6	1-2	1-8	1-4	5-10
サンプル数	36	12	48	23	143	13	3

・：巣の完成以前に雌成虫が消失した巣

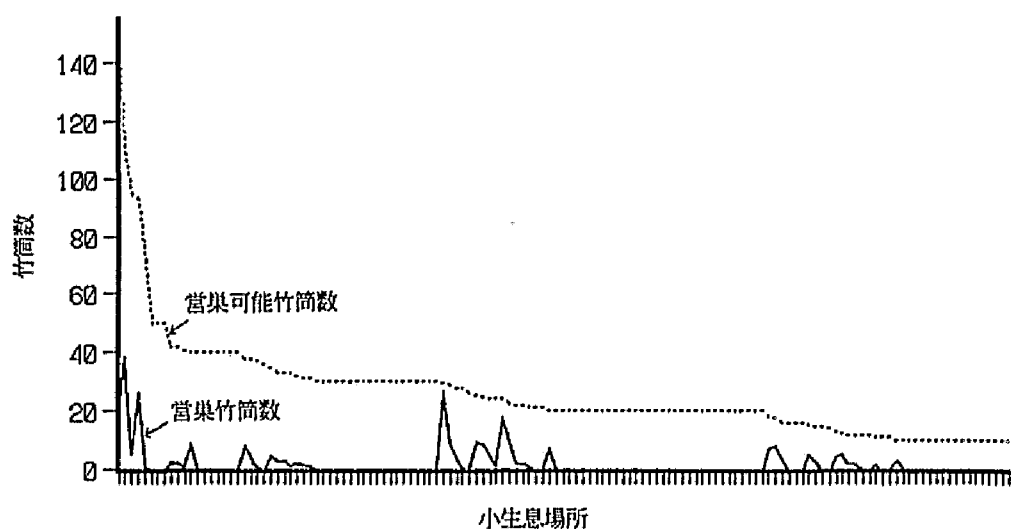


図5-1 内径2.0cm以上の竹筒の各小生息場所における利用状況（1983年、すべてオオカバフスジドロバチによる利用）

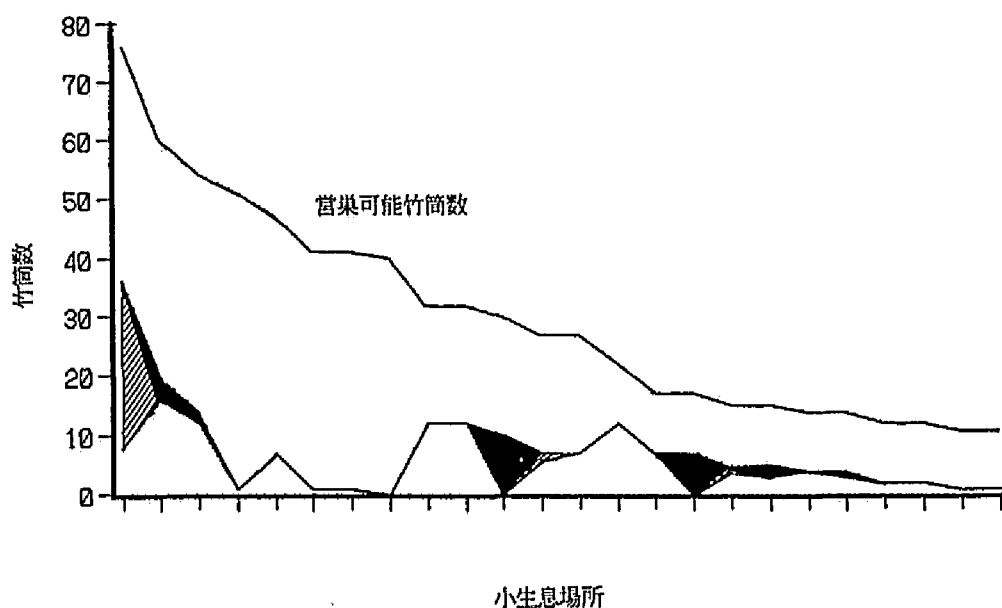


図5-2 内径0.7～2.0cmの竹筒の各小生息場所における利用状況（1983年）。□：オオカバフスジドロバチ、▨：オオカバフスジドロバチ、■：その他の営巣性ハチ類。

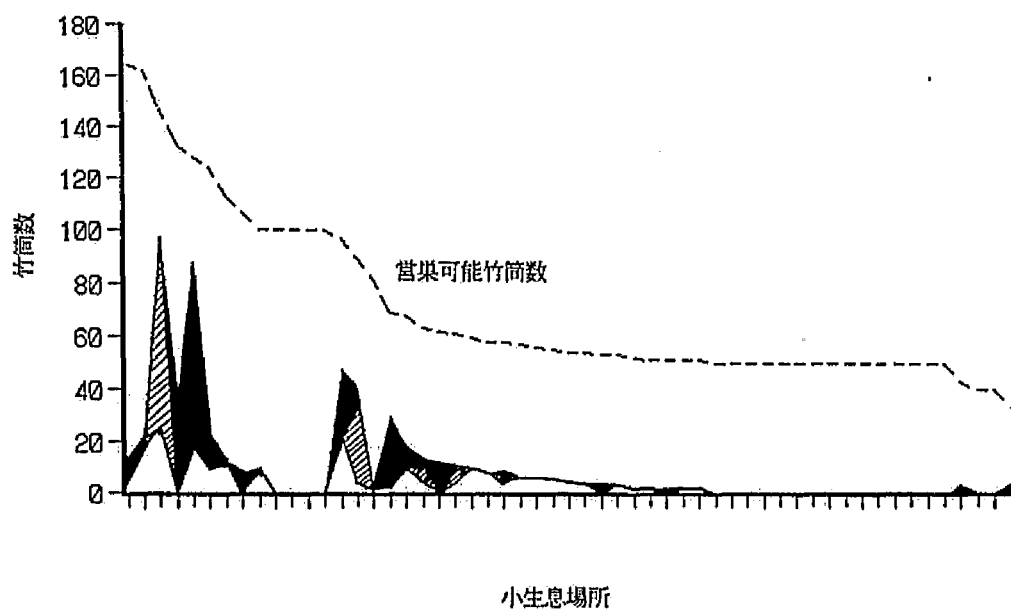


図5-3 内径0.3～0.7cmの竹筒の各小生息場所における利用状況（1983年）□：シガバチモドキ属数種、▨：チビドロバチ、■：その他の営巣性ハチ類。

れぞれ内径2cm以上、0.7~2.0cm、0.3~0.7cmの竹筒について示した。また、全小生息場所をひとまとめにした竹筒の利用状態を表5-3に示した。各小生息場所において利用されずに残っている竹筒がどの太さについても75%以上存在し、営巣場所の不足はほとんどなかった。表5-4には、小生息場所ごとの各ハチ種の営巣数の頻度分布を示した。各ハチ種ともある特定の場所に集中して営巣するのではなく、いろいろな場所に散在的に営巣していたことがわかる。以上のようなハチ類の低い営巣率の原因は、密度依存的な寄生圧、および密度非依存的にはたらく周囲の餌条件によるものであった。これについては総合考察で詳しく述べる。

5-3-2 築造法による巣作りのコストと竹筒サイズの選択性

オオカバフの築造法による巣作りのコストを明らかにするために、巣作りに使用された泥の乾重量と、営巣場所である竹筒の内径との関係进行分析した(図5-4)。竹筒が太いほど使用される泥の量も多いという傾向が全体として認められたが($n=39$, $r=0.368$, $p<0.02$)、この傾向は、竹筒の内径を20mm以下のものに限定してみたときに特に顕著となった($n=30$, $r=0.697$, $p<0.001$)。これは、竹筒が約20mm以下の場合には竹筒内部全体を泥で覆って巣を作るのに対し、竹筒がそれ以上太くなると、竹筒の側面を一部利用しただけの塊状の泥巣を作るので、泥の必要量が内径20mmで最大になるためである。

次に、1卵のために投資する泥の量についてみる。まず、図5-5は1巣当りの育児室数と竹筒の内径との関係を示したものである。両者には負の相関が認められた($n=39$, $r=0.384$, $p<0.02$)。すなわち、太い竹筒ほど育児室の数が少なかった。これは、特に内径25mm以上の稲城竹の場合は竹筒の長さが3~10cmと短く、また内径20mm前後の人工竹では竹筒内部の一部分(長さ5~10cm)のみを用いて泥巣が作られていたためいずれも作成可能な育児室数が制限されていたのに対し、内径10~15mmの人工竹では、竹筒の内部全体を利用して(長さ15~30cm)育児室が作られていたためである。以上のような竹筒の内径と育児室数の負

表5-3 調査地に存在していた利用可能な竹筒数、およびそのうち各種ハチ類が利用した竹筒数（1983年、各サイズの利用可能竹筒数が10本以上の小生息場所について）。

	内径2cm以上		内径0.7～2.0cm		内径0.3～0.7cm	
	合計	平均±SD	合計	平均±SD	合計	平均±SD
小生息場所数	135		24		55	
利用可能竹筒数	3554	26.3±18.6	718	29.9±17.6	3890	70.7±32.0
営巣竹筒数合計	281	2.1± 5.4	178	7.4± 7.8	550	10.0±19.1
竹筒利用率	7.9%		24.8%		14.1%	
オカバ	281	2.1± 5.4	29	1.2± 5.4		
オクサバ			122	5.1± 4.7		
ヒメバッコウバチ類			11	0.5± 1.5		
オサヤクロジガバチ			6	0.3± 1.2		
オハキリバチ			5	0.2± 0.8		
コクロサバチ			5	0.2± 0.5		
ジガバチモドキ類					193	3.5± 5.7
オトノロバチ					113	2.1± 9.9
ハキリバチ類					80	1.5± 9.5
ヤマトハムシノロバチ					70	1.3± 4.0
カバフトノロバチ					46	0.8± 4.3
フタスジスズバチ					31	0.6± 1.9
ルジガバチ					12	0.2± 1.0
ツツハバチ類					4	0.1± 0.5
オムカシハバチ類					1	0.02± 0.1

表5-4 小生息場所あたりの各種ハチ類の利用竹筒数の頻度分布（1983年）。

竹内径 種名 (cm)	営巣竹数								合計 小生息場所数
	0	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-20	20-	
2- オオカバ	91	18	8	4	5	4	1	4	135
オオクバ	3	5	4	2	4	1	5	0	24
オオカバ	21	2	0	0	0	0	0	1	24
0.7- ヒメノコウバ 種類	21	1	1	0	1	0	0	0	24
2.0 オオヤクログバチ	23	0	0	0	1	0	0	0	24
オオキリバチ	22	1	0	1	0	0	0	0	24
クロアサバチ	20	3	1	0	0	0	0	0	24
ジガバチトキ類	28	6	4	6	2	3	5	1	55
チビトロボチ	49	1	2	2	0	0	0	1	55
ハキリバチ類	49	2	3	0	0	0	0	1	55
0.3- ヤマトムシロボチ	47	0	3	0	2	1	1	1	55
0.7 カバフトロボチ	49	0	3	2	0	0	0	1	55
フタスズバチ	45	5	3	0	1	0	1	0	55
ルリジガバチ	53	0	1	0	1	0	0	0	55
ツツハバチ類	54	0	0	1	0	0	0	0	55
チビムシハバチ類	54	1	0	0	0	0	0	0	55

表5-5 オオカバフスジドロバチが1つの巣を獲得、閉鎖するために要する泥運搬のコスト（平均±95%信頼限界）。

		泥運搬回数	泥運搬所要日数	サンプル数
巣の獲得	巣穴入り込み法	56.3±19.4	1.23±0.23	26
	煙突入り込み法	68.3±46.3	1.82±0.90	11
	築造法	232.6±86.9	5.50±1.05	10
巣の閉鎖		65.4±20.1	1.87±0.99	15

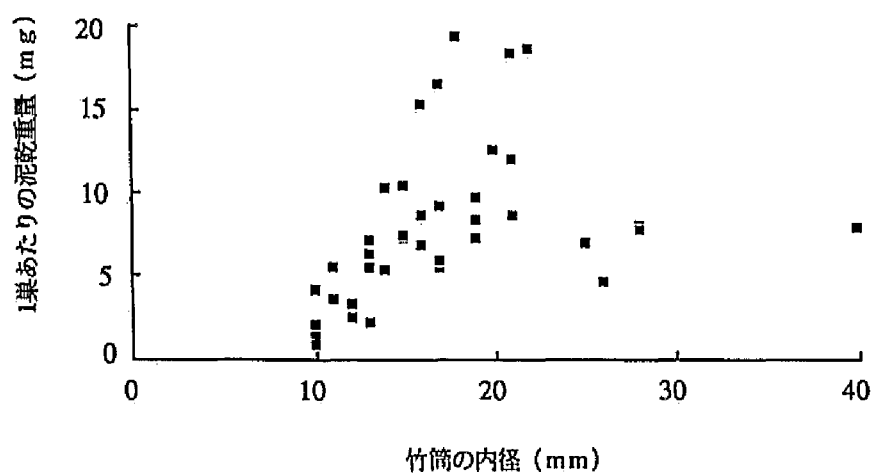


図5-4 オオカバフスジドロバチの巣作りに使用される泥重量と竹筒の内径の関係

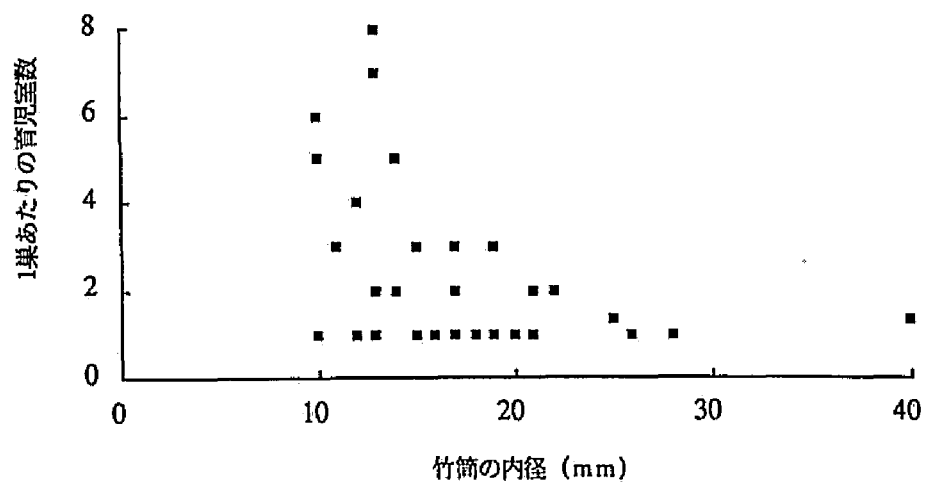


図5-5 オオカバフスジドロバチの1巣当りの育児室数と竹筒の内径の関係

の相関関係の結果、1育児室当りに必要な泥の量と竹筒の内径との間には1巣当りでみたとき（図5-4）よりも高い相関関係が認められた（図5-6）（ $n=39$, $r=0.431$, $p<0.005$ ）。この場合も、内径20mmでの泥の使用量が最大になる山型の関係がより顕著に認められた。この図5-6の結果から、他の条件が同じであればハチは内径10～15mm程度の竹筒に営巣するのがもっとも有利で、次善の策として25mm以上の太い竹筒を選ぶべきだということになる。

図5-7に、利用可能な竹筒の内径の頻度分布を、1981年の調査地点のうちオオカバフの営巣が3巣以上みられた場所について示し、図5-8にはオオカバフが実際に利用した竹筒の内径の頻度分布を示した。また図5-9には内径別の竹筒の利用率を示した。これらの図から、オオカバフは利用できる竹筒の内径が広範囲に分布しているにもかかわらず、内径15mm～30mmのもっとも巣作りのコストの大きい竹筒にもっとも多数営巣していること、また10～25mmの内径の竹筒の利用率が高いことなどがわかる。

5-3-3 3種類の巣獲得方法間での巣作りコストの比較

以上述べたように築造法による巣作りのコストは非常に大きいことがわかった。では入り込み法を採用すれば巣作りのコストはどの程度軽減されるのだろうか。ここで、入り込み法による巣の獲得を便宜上2種類に分ける。その第1は巣の表面に開口している穴へ入り込む場合で、もう1つはすでに他個体によってつくられた煙突状の入口ができている巣へ入り込む場合である。穴への入り込みは以下の3種類の状態で起こる。1.羽化個体が脱出した直後の巣でまだ営巣がおこなわれておらず、羽化穴だけがあいている状態。2.営巣していた個体が、煙突を作る前に巣を放棄したため巣の入口の穴だけが残っている状態。3.他個体が現に営巣しているが、まだ煙突を作っていない状態。以上の3つである。一方、煙突への入り込みは、1.他個体が営巣を放棄した巣。2.他個体が営巣中の巣。の2種類の状態の巣に対しておこなわれた。このような「穴への入り込み法」、「煙突への入り込み法」、そして「

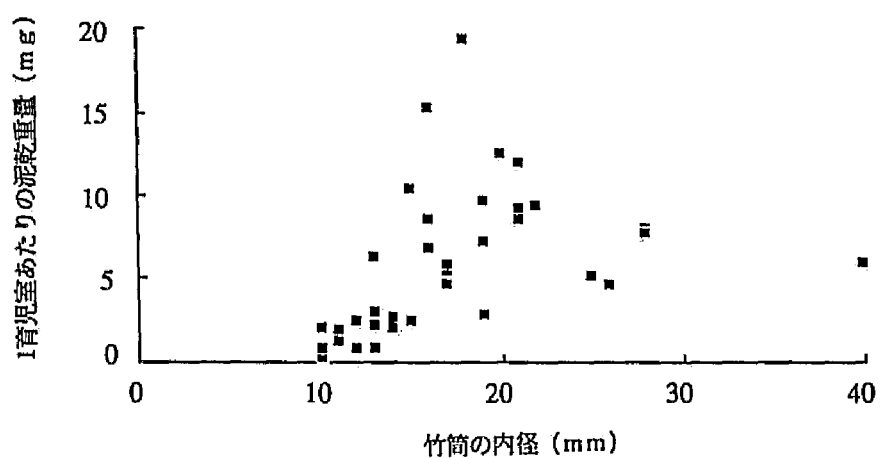


図5-6 オオカバフスジドロバチの1育児室当りの泥使用量と竹筒の内径の関係

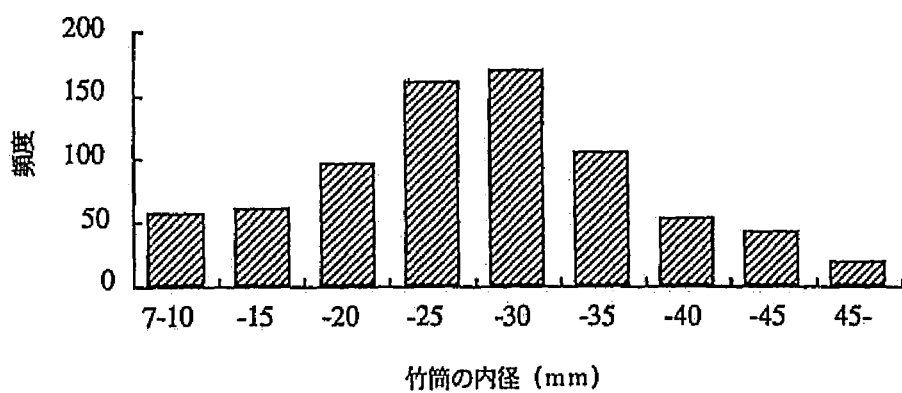


図5-7 オオカバフスジドロバチにとって利用可能な竹筒の内径の頻度分布 (1981年)

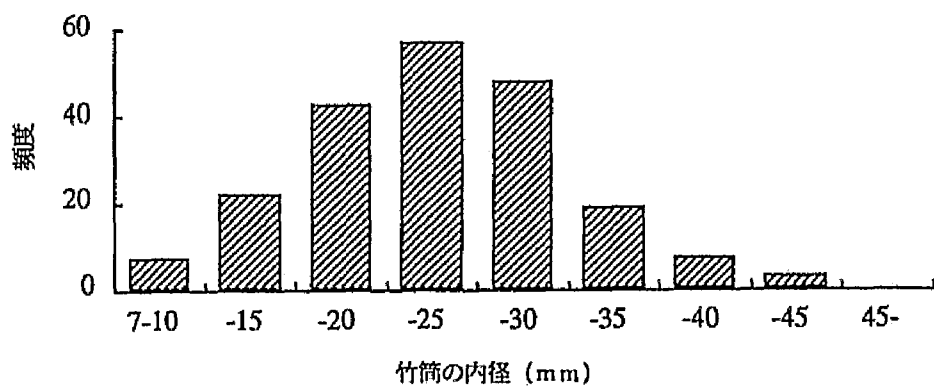


図5-8 オオカバフスジドロバチに利用された竹筒の内径の頻度分布（1981年）

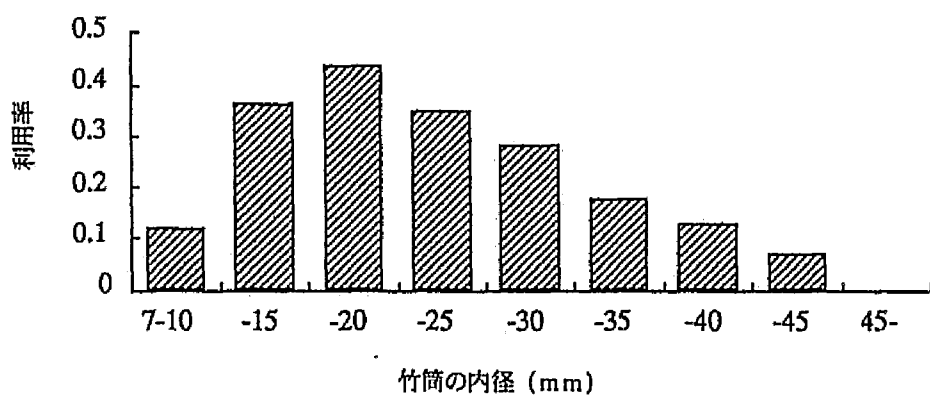


図5-9 オオカバフスジドロバチによる竹筒の内径別利用率（利用数／利用可能竹筒数）

築造法」のそれぞれについて巣作りのコストを以下、比較する。

表5-5に、巣作りのための泥運搬回数、日数および巣を獲得するまでに要した日数が、巣の獲得法によりどうちがっているか、また巣の閉鎖についてはどうかについてまとめた。これらのパラメータは「穴への入り込み法」、「煙突への入り込み法」および「巣の閉鎖」では同様の値を示した。しかし、「築造法」におけるこれらのパラメータの値は、これら3つの場合のどれとの間でもt検定によって有意な差が認められ($p < 0.01$)、入り込み法が巣作りのコストは小さくてすむことが判明した。なお、竹筒の太さと泥の運搬回数との関係を図5-10~5-13に示した。図5-10は、築造法によって巣を獲得したときの泥の総運搬回数と、竹筒の内径との関係である。図5-4、5-6で示したのと同様に、内径が20mm以下では、正の相関が認められ($n=8$, $r=0.783$, $p < 0.05$)、全体として山型の関係があった。これに対し、穴への入り込み(図5-11)、および煙突への入り込み(図5-12)をおこなった場合の泥運搬回数と竹筒の内径との間には、一定の関係が認められなかった($n=26$, $r=0.089$, $p > 0.1$ 、および $n=11$, $r=0.446$, $p > 0.1$)。また図5-13に示した巣の閉鎖の場合にも、竹筒の太さと閉鎖に要する努力量(泥運搬回数)との間に有意な関係は認められなかった($n=15$, $r=0.071$, $p > 0.1$)。

以上述べてきたように、オオカバフの巣作りは多くの泥運搬のためのエネルギーと日数を消費しなければならないという点で、彼らの生活を左右する重要な問題であることがわかった。そしてそれに要するコストは、営巣する竹筒の内径や巣の獲得方法によって異なることをみてきた。特に獲得方法については、明らかに築造法よりも入り込み法の方が時間的なコストのかからない有利な方法と考えられた。つまり、オオカバフは営巣場所を探索する過程で、まず入り込みできる穴や煙突を探し、それを発見できなかった場合にやむをえず巣を築造するのであるという仮説をたてることができる。

ただし、入り込み法にもコストがある。すなわち、入り込みをする際に先住者がいる場合には、侵入者は以下のような攻撃を受けることが観察された。

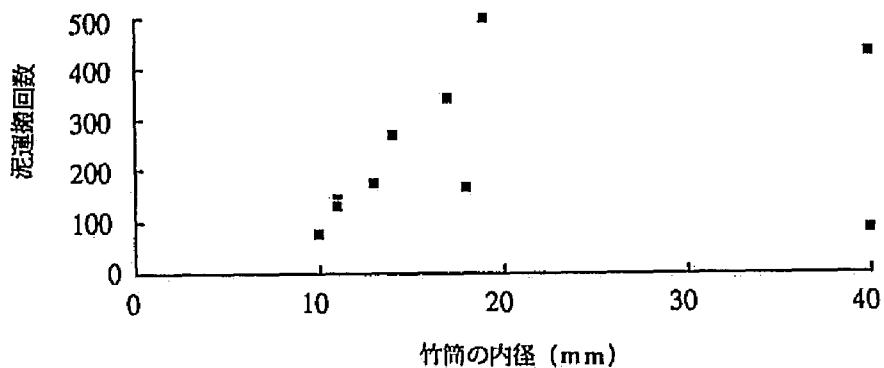


図5-10 オオカバフスジドロバチが巣の築造を終えるまでに要した泥の運搬回数と竹筒の内径の関係（築造法をとった場合）

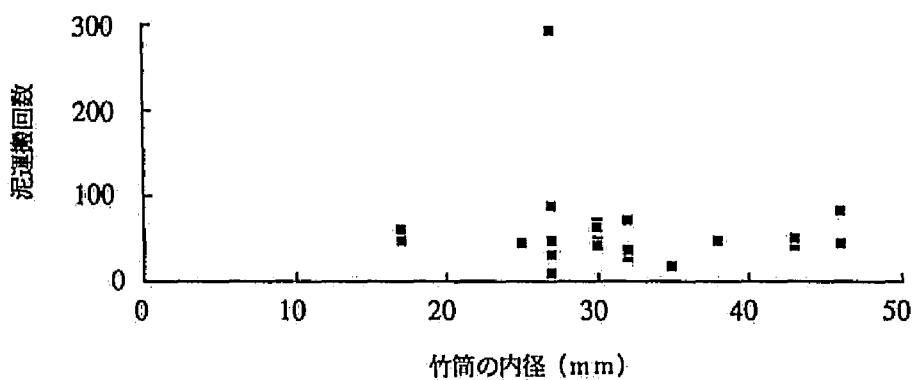


図5-11 オオカバフスジドロバチが巣の築造を終えるまでに要した泥の運搬回数と竹筒の内径の関係（巣穴への入り込み法をとった場合）

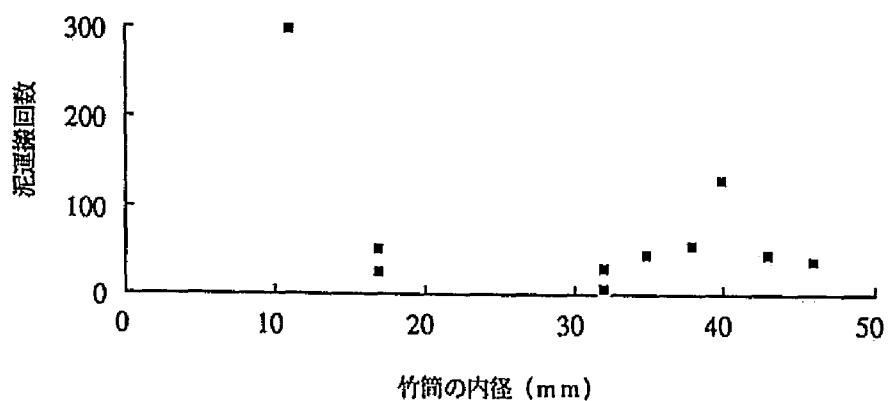


図5-12 オオカバフスジドロバチが巣の築造を終えるまでに要した泥の運搬回数と竹筒の内径の関係（煙突への入り込み法をとった場合）

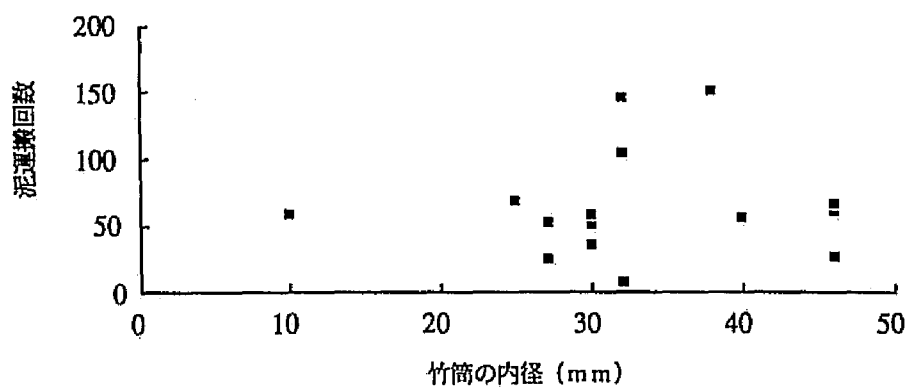


図5-13 オオカバフスジドロバチが巣を閉鎖するのに要した泥の運搬回数と竹筒の内径の関係

①まず入り込もうとする時点で巣の入口において大顎によるつつき攻撃を受け、退去させられた。

②先住者の留守中に巣内に入れても先住者が外役から帰ってきたら、多くの場合大顎で頭部をはさまれて引きずり出され、地面に落とされた。

③先住者を追い出し、乗っ取りに成功してもそれ以後の先住者の執拗な攻撃により、数日後に巣を取り返されることがあった。

このように、入り込み法には①、②のような物理的なダメージを与えられる可能性が高いということに加えて③の場合には時間的なコストもかなり伴うことも確かである。これらのコストについては築造法のように時間に換算して算出することができなかった。しかし最終的には個体毎の各獲得法の選択比率とその個体の繁殖成功度（生涯次世代生産数）の関係をみることにより、どの方法がどのような状況下で時間的、および物理的なコストがより小さいかが評価できるだろう。

5-3-4 3種類の巣獲得方法の決定過程

表5-6はオオカバフの各巣獲得法の採用頻度を示したものである。合計154回の獲得方法の選択のうち、築造法が16回（10.4%）、穴への入り込み法が46回（29.9%）、煙突への入り込み法が92回（59.7%）であった。築造法を採用すれば利用することのできる竹筒は多数存在していたにもかかわらず、みずから巣を作ろうとしたものが1割強と少ないことがわかる。しかしこのことから、ハチがまず入り込みをしようと試みてそれに失敗したら築造するという方策をとっていたとはいえない。また、この表からわかるもう一つのことは、入り込みをする場合、先住者がいると獲得成功率が低くなるが、先住者がいないと全く失敗なく巣を獲得できるということである。ハチは、先住者がいないを見分けた上で、先住者のいない巣へ入り込む方がよいということになる。

それでは以下、彼らがどのような基準で獲得方法の選択をおこなっていたかについて順に確かめていくことにする。

表5-6 オオカバフスジドロバチの巣獲得方法 (1982年、st. 71)。

方法	先住者の有無	巣の獲得に成功'	失敗	合計
築造法		1 6	0	1 6
巣穴への 入り込み法	有	2	7	9
	無	3 7	0	3 7
煙突への 入り込み法	有	1 2	6 6	7 8
	無	1 4	0	1 4

・ 3時間以上巣を占有できたもの

表5-7 先住者のいる巣とない巣を見分けて入り込みをしているか? (1982年、st. 71)
入り込みした頻度を期待値 (カッコ内) と比較する。

	先住者あり	先住者なし	χ^2	P
巣穴だけの巣	9 (9.3)	3 7 (36.7)	0.011	>0.9
煙突つきの巣	7 8 (73.9)	1 4 (18.1)	1.169	>0.2

表5-8 巣穴だけの巣と煙突のついている巣を見分けて入り込みをしているか? (1982年、st. 71) 入り込みした頻度を期待値 (カッコ内) と比較する。

	巣穴だけの巣	煙突つきの巣	χ^2	P
先住者ありの巣	9 (3.0)	7 8 (84.0)	12.07	<0.001
先住者なしの巣	3 7 (18.8)	1 4 (32.2)	27.84	<0.001

A. 入り込みする際に先住者のいる巣といない巣は区別していなかった。

まず最初に、彼らが入り込みをする際に、①とにかく入り込むということだけ決めているのか、②先住者のいる巣といない巣を見分けて後者へ優先的に入り込んでいるのか、③煙突のついている巣とついていない巣を区別して入り込んでいるのかという点を明らかにする。

表5-7に、ハチが先住者のいる巣といない巣を見分けて、先住者のいない巣をより好んで選択しているかどうかを示した。巣穴だけの巣と煙突つきの巣に分けてみると、どちらの場合にも、先住者がいるかいないかはまったく区別できていないことがわかる。

B. 巣穴だけの巣と煙突のついている巣を区別して、巣穴だけの巣へ好んで入り込んでいた。

表5-8に、ハチが煙突のついている巣とついていない巣を見分けた上で入り込みをしているかどうかを調べた。煙突のついている巣とついていない巣にそれぞれ先住者がいる確率は、表中の期待値の部分と比較すればわかる。煙突のついている巣は先住者が営巣中である確率が高く、ついていない巣は先住者がいない確率が高い。ハチはなるべく先住者との争いを避けるべく煙突のついていない巣をより好むだろうとの仮説がたてられる。

結果は非常にはっきりしており、ハチは煙突がついているかいないかを区

別して、ついていない巣穴だけの巣へ好んで入り込むことがわかった。

以上の結果から、ハチの巣獲得方法の選択肢としては築造法、巣穴への入り込み法、および煙突への入り込み法の3種類があることがあらためて明らかになったので、以下ではこの3種類の方法の選択過程について述べる。なお、以下の解析では各個体の羽化時期がだいたい一様で、巣の利用可能性に関する条件が斉一であると考えられた第一世代のデータのみを用いた。

C. 個体ごとにどの方法を採用かが決まっているのではなかった。

第1世代では、全部で126回の選択のうち、巣穴への入り込みが31回(24.6%)、煙突への入り込みが81回(64.3%)、残りの14回(11.1%)が築造であった。34個体の雌がこの126回の選択にかかわっていた(1個体あたり平均3.7回)。これらの34個体は、それぞれ同じ割合で各獲得法を選んでいたのであるか、それとも入り込みや築造ばかりする専門家がいたのだろうか? この34個体の決定を34x3の分割表にまとめ、カイ二乗検定をおこなった結果、専門家は存在しないという結果が得られた(χ^2 (for 66 df) = 75.67, $p > 0.1$)。

これで選択に関しての行動多型の可能性が否定された。次に、ハチがなんらかの条件付き戦略を採用している可能性について検討していく。まず一つの可能性として、体の大きさによって採用する巣獲得方法になんらかの傾向があるかどうかをみる。たとえば、小さい個体は入り込みをしても先住者がいた場合に追い払われるのはもちろん、体にけがをおわせられたりする可能性が高いため、地道に築造法を採ったほうがよいというような仮説がたてられる。これは、「逆境の中で最善をつくす (making the best of a bad job)」とよばれる戦略でウシガエル、ハナバチの一種などで報告されている(Howard, 1978; Alcock, Jones & Buckmann, 1977)。

D. 体の大きさと巣穴入り込み、煙突入り込み、築造、および移出の選択との間に関係はなかった。

ハチの前翅長は11.7mmから15.7mmとかなりの変異が認められた。一つ一つの選択決定についてその決定をおこなったハチの前翅長を調べ、これを獲得法間で比較した。平均前翅長(±95%CL)は巣穴入り込み、煙突入り込み、築造、移出のそれぞれについて14.17±0.32mm(n=38)、14.19±0.19mm(n=82)、14.13±0.35mm(n=22)、14.04±0.45mm(n=16)で、その差はきわめて小さく、有意差はなかった(Kruskal-Wallis検定、 $H=0.902$, $p=0.825$)。またScheffeの方法による多重比較でもこの4種類の決定間のどの間においても有意差は認められなかった。

E. 体の大きさと、乗っ取りおよび乗っ取られの成否との間に関係はなかった。

先住者がいる場合に入り込みが成功するか否か、また入り込まれた場合に乗っ取られるか否かということと、前翅長の関係についても検討した。まず、乗っ取りが成功した場合、失敗した場合、および乗っ取りをおこなわなかった場合のそれぞれの決定をおこなった個体の前翅長（平均±95%CL）はそれぞれ $14.19 \pm 0.57\text{mm}$ ($n=12$)、 $14.23 \pm 0.19\text{mm}$ ($n=57$)、および $14.11 \pm 0.24\text{mm}$ ($n=66$)となり有意差は認められなかった（Kruskal-Wallis検定、 $H=0.464$ 、 $p=0.793$ ）。

営巢中に乗っ取られた場合、乗っ取られることなく巢の完成まで至った場合、および巢の放棄に終わった場合それぞれの個体の前翅長は、 $13.69 \pm 0.56\text{mm}$ ($n=19$)、 $14.19 \pm 0.23\text{mm}$ ($n=31$)、および $14.35 \pm 0.37\text{mm}$ ($n=29$)となりここでも有意差は認められなかった（Kruskal-Wallis検定、 $H=3.678$ 、 $p=0.159$ ）。ただこの場合、乗っ取られる個体はやや小型である傾向がみられた。

以上のように、あらゆる場合について体の大きさと決定間には関係が認められなかった。そこで条件付き戦略の次の可能性として、前の営巢を終了して泥を使ってふたをした場合には、その次の営巢にかかる時にそのまま泥を使って築造しやすいのではないかという仮説について検討する。

F. 直前の巢を完成して泥で閉鎖したハチはその次の巢を築造法で作りやすい、という傾向はなかった。

すぐ前の営巢が巢の完成、閉鎖まで継続した場合（最後に泥を使用している）と、途中で他個体に乗っ取られたり、別の理由で営巢放棄したりして中絶した場合（最後に泥を使用していない）とで、その次の選択が入り込みになるか築造になるかを2x2の分割表でみた。これに対してFisherの正確確率検定をおこなった結果は有意なものではなかった（ $p=0.16$ ）。すなわち、泥の使用による次の巢獲得法への条件付けは起こっていなかった。

次に条件付き戦略の別の可能性として、前の営巢で産卵に成功した

ら、その次も前回と同じ獲得法を選択しているという仮説を検討する。

G. ある方法で成功したから次もその方法を採用ということはなかった。

まず、すべての獲得法の選択についてそれが前回の選択と同じであるか（続行、たとえば築造－築造）、異なっているか（変更、たとえば築造－巣穴入り込み）によって分類し、その決定が前回の営巣の成否と関係しているかどうかをみた。帰無仮説は、獲得法の変更が起こる確率が営巣成功直後と失敗直後とで同じである、というものである。「営巣失敗」は、育児室を一つも完成できなかった場合とした。4つの可能性－（成功、続行）、（成功、変更）、（失敗、続行）、（失敗、変更）－の2x2分割表についてカイ二乗検定をおこなったところ、 $\chi^2 = 3.21$ ($p = 0.073$) となり、ハチが前回の営巣の成功、失敗に反応して次の選択をおこなうという有意な傾向はみとめられなかった。

H. 同じ獲得法を連続して採用する傾向が若干認められた。

もっと一般的な条件つき戦略として、「前回築造法をとったら次回は築造法、巣穴入り込み法、煙突入り込み法をそれぞれa1、b1、c1の確率で、前回巣穴入り込み法を採った後は三つの方法をそれぞれa2、b2、c2の確率で・・・選択せよ」というものがある。9つの可能性、すなわち築造－築造、築造－巣穴入り込み、築造－煙突入り込み、巣穴入り込み－築造、・・・について、3x3分割表にその頻度、期待値、 χ^2 値を示したのが表5-9である。全体としての χ^2 値（自由度は4）は、10.65 ($p = 0.031$) で有意であった。表の実測値と期待値を比較してみると、同じ獲得法を連続して選択する傾向があることがわかる。しかし、個々の推移についての表中の χ^2 値をみると有意なものは巣穴入り込み－巣穴入り込みの1つだけであり、獲得法を連続する傾向は、それほど強いものではないことがわかる。

以上に述べてきたようにいずれの条件つき戦略も、ハチの巣獲得法の選択行動を規定するメカニズムを充分説明できるものではなかった。では次に、はじめに予測した「巣穴や煙突への入り込みをまず試みよ、

表5-9 前回採用した獲得法を次回も採用する傾向があるか？（1982年第1世代、st.71）数値は、頻度（期待値） χ^2 値を表す。*は5%水準で有意。

今回の獲得法 前回の獲得法	今回の獲得法		
	築造法	巣穴入り込み法	煙突入り込み法
築造法	3 (1.4) 1.82	3 (2.6) 0.06	4 (5.9) 0.61
巣穴入り込み法	2 (3.3) 0.51	11 (6.1) 3.94*	10 (13.7) 1.00
煙突入り込み法	8 (8.3) 0.01	10 (15.3) 1.84	40 (34.4) 0.91

表5-10 小生息場所における巣穴、および煙突の存在数と獲得法の選択率との相関関係（1982年、st.71）。

X	Y (各獲得法の 選択比率)	回帰直線の傾き	r	p
巣穴数	巣穴入り込み	0.129	0.885	<0.02
巣穴数	煙突入り込み	-0.074	0.794	<0.1
巣穴数	築造	-0.055	0.752	<0.1
煙突数	巣穴入り込み	0.0026	0.041	>0.1
煙突数	煙突入り込み	0.0089	0.222	>0.1
煙突数	築造	-0.012	0.367	>0.1

表5-11 羽化してから何回目の営巣かということが、獲得法の選択頻度に影響するか？（1982年第1世代、st.71）

	営巣回数						
	1	2	3	4	5	6	7以降
巣穴入り込み頻度	7	9	6	3	4	0	2
煙突入り込み頻度	27	13	11	12	8	5	5
築造頻度	1	3	3	2	1	2	2

それでうまくいかなければ築造せよ」というプログラムにしたがってハチが行動している可能性について検討する。これは頻度依存的行動選択 (frequency-dependent behavioural choice) と呼ばれるもので (Brockmann & Dawkins, 1979)、各個体が、個体群中の他個体の行動を見て「その時点で」どの選択をするのが有利かを判断する方法である。Dawkins(1980)はこれを調整可能な安定戦略 (developmentally stable strategy, DSS) と名づけた。オオカバフの場合、他個体が入り込みばかりしているから築造法を採った方が有利であるという判断をしているとすれば、その一つの判断基準としてたとえば「まず入り込みできる巣を探せ、もしそれを時間tだけ試みてだめなら自分で築造せよ」というものがあるだろう。この可能性について検討する。

I. ハチはどれだけ長い間探索したかによって入り込みをするか築造をするかを決定していた。

雌バチは、一つの巣での営巣を終えると、次の営巣場所を探すべく探索行動を開始する。もし彼女が上に仮定したプログラムにしたがって行動しているとすれば、最終的に築造をした場合の探索時間は、入り込みをした場合の探索時間よりも長くならなければならない。そこで、探索の結果①巣穴への入り込み②煙突への入り込み③築造④他の小生息場所への移動（雌成虫の死亡は含まない）のそれぞれの決定をした場合の探索時間を比較した。各決定に至った場合の探索時間（平均±95%C.L.）は①30.9±9.7時間 (n=37) ②52.7±13.4時間 (n=89) ③123.8±49.0時間 (n=14) ④89.7±38.2時間 (n=22) となった。これをKruskal-Wallis検定で比較したところ、処理間での差が検出された (H=19.15, p=0.0003)。次にScheffeの方法によって個々の処理間の多重比較をおこなったところ、①と③、②と③の間で有意差が認められた (p<0.01)。すなわち予測どおり、入り込み法よりも築造法が探索に時間を要していることが明らかとなった。このことは平均的にみた場合、まず入り込みをおこない、それでうまくいかなかった場合に築造法にくらえしている可能性を示唆している。

5-3-5 営巣場所の利用可能性および巣獲得方法の季節的变化

前項の解析から判明したオオカバフの獲得法の選択基準は、

①まず築造法よりも巣穴および煙突への入り込み法を優先して採用する（前項のI）

②入り込みのなかでは煙突よりも巣穴をより選好する（前項のB）
の二つにまとめられる。ここでは、このことをより明確に示すために、巣穴があいていたり、煙突がついていたりする巣の数が季節的どう変化するか、またこれに対応して各獲得法の選択比率は季節的にどう変わるかについて検討する。結論を先に簡単に述べると、巣穴の数が多い時期ほど巣穴への入り込み率が増え、築造率や煙突への入り込み率が減少していた。

図5-14にst.71における1982年のオオカバフの営巣中の巣数および営巣しているハチのいない空き巣の数の季節変動を示した。営巣数は6月下旬（第一世代）と8月下旬～9月上旬（第二世代）に二つのピークを持つこと、空き巣数は6月中旬と8月下旬の成虫羽化時期にこれもまた二つのピークがあることがわかる。

図5-15に示したのは営巣数のうちわけで、営巣している巣の中で煙突のついているものとついていないものに分けて、おのおのの季節変動をみたものである。巣穴のみの巣（営巣開始直後の巣）は前述した第1および第2世代の羽化時期に集中していることがわかる。次に、図5-16は空き巣を巣穴だけのものと煙突のついているものに分けて示したものである。両者、変動様式も数のレベルもだいたい類似しているが、6月中・下旬に巣穴だけの空き巣が多いのが特徴的である。最後に、図5-17には、営巣しているといないとにかかわらず巣穴および煙突がどれだけこの小生息場所に存在していたかを示した（ハチは、先住者のいるいないを見分けられないので、実際はこの両パラメータを基準に獲得法を選択していると考えられる。たとえば巣穴も煙突もまったくなければ築造法をとらざるを得ない）。巣穴数は、6月中・下旬と8月下旬に特徴的に増加したのに対し、煙突数は常に高いレベルを保ちながら7月上旬と9月上旬にそのピークがみられた。

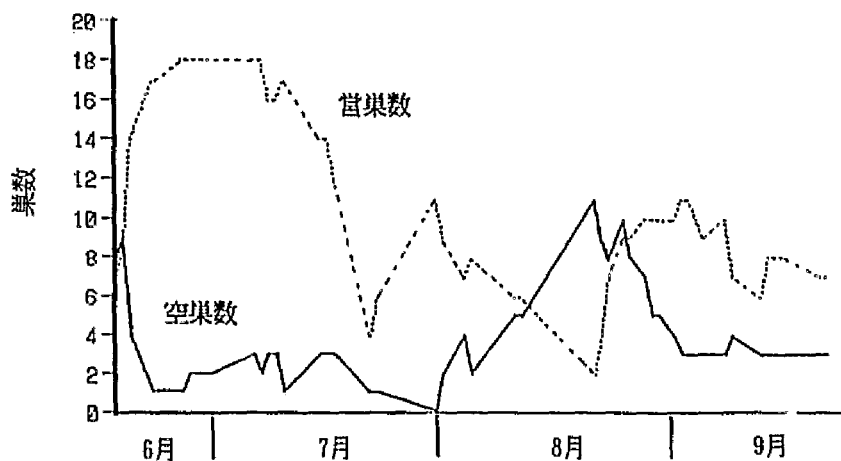


図5-14 オオカバフスジドロバチの営巣数および空巣数の季節変動 (1982年、st. 71)

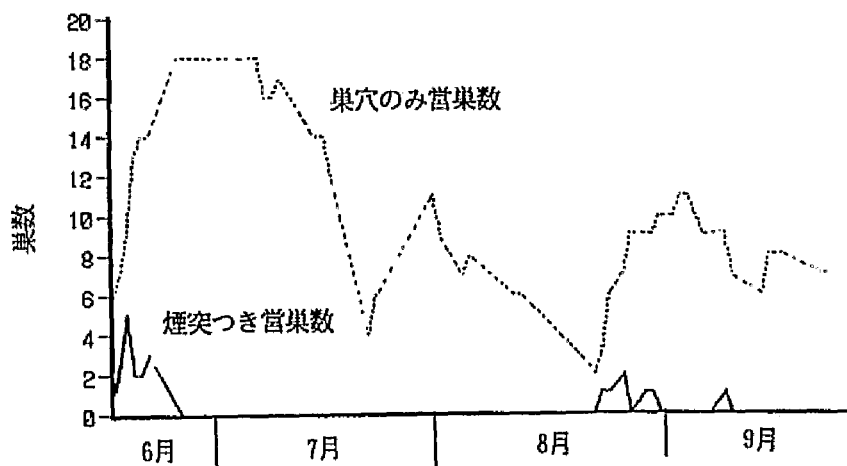


図5-15 オオカバフスジドロバチの営巣中の巣のうち巣穴のみの巣数および煙突がついている巣数の季節変動 (1982年、st. 71)

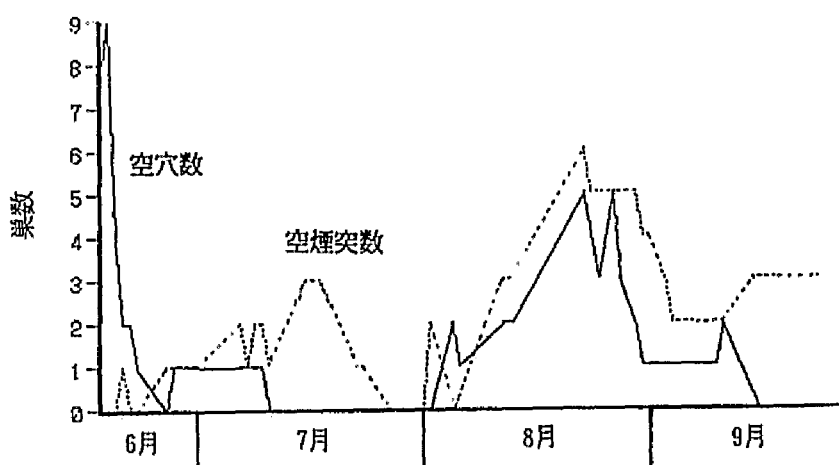


図5-16 オオカバフスジドロバチの空巢のうち巣穴のみの巣数および煙突がついている巣数の季節変動 (1982年、st. 71)

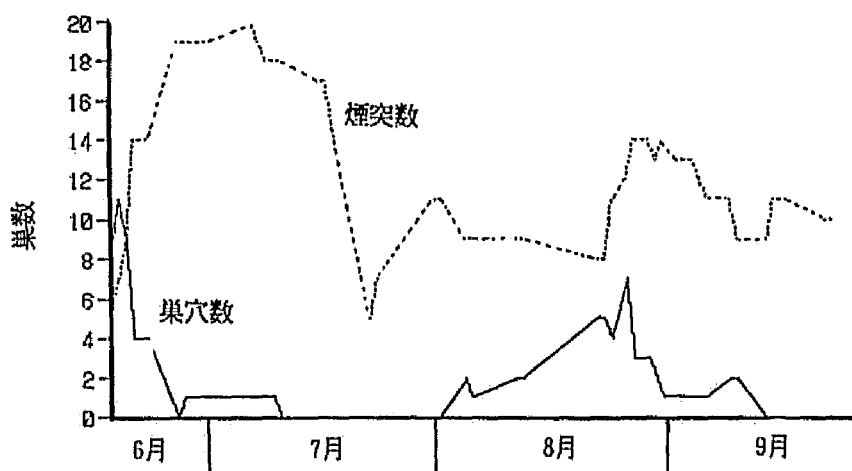


図5-17 オオカバフスジドロバチの巣穴のみの巣数および煙突がついている巣数の季節変動 (1982年、st. 71)

このような営巣場所の利用可能性の季節的変動に対して、ハチの巣獲得法の選択率は、季節的にどのように変化したのだろうか。図5-18、5-19、および5-20はそれぞれ巣穴への入り込み、煙突への入り込み、築造の決定をした比率の季節変動を示したものである。もしハチの選択が巣穴入り込み→煙突入り込み→築造の順になされていたとすれば、まず巣穴の多い時期には巣穴入り込みの比率が多くなる傾向があるはずであろうし、次に煙突の多い時期には煙突入り込みが多くなる傾向があるだろう。これをみたのが表5-10である。巣穴数と選択率の関係は、予測通り巣穴入り込み率とは正の、煙突入り込み率および築造率とは負の相関関係が認められた。このことからハチはまず巣穴が多ければそこへ入り込もうとしていたことがわかる。次に煙突数との関係をみると、いずれも有意ではないが、回帰直線の傾きは煙突入り込み率との間では正、築造率との間では負であり、煙突が多ければハチは自分で築造する前にまず煙突への入り込みをおこなおうとしていることがうかがえる。

以上より、季節的にみてもハチは巣穴へまず入り込み、ある時間それを試みてだめなら煙突へ入り込み、それもうまくいかないときに初めて築造することが示された。

これらの結果から推測されることは、あるハチが羽化してからの第1回目、2回目、3回目、・・・の獲得法の決定を考えたときに、はじめのほうの決定ほど、まだ羽化穴が残っている確率が高いので巣穴への入り込みが多く、次に煙突への入り込みが多くなり、後のほうの決定ほど空巣が埋まってきて築造の率が高まるだろうということである。表5-11に、決定の順番毎の各獲得法の頻度を示した。たとえば、1回目の決定では巣穴入り込み、煙突入り込み、築造のそれぞれの比率が、 $7/35=0.20$ 、 $27/35=0.77$ 、 $1/35=0.03$ であることがわかる。選択率と生まれてから何番目の選択であるかという順番との相関をみたところ Spearman の順位相関係数は巣穴への入り込み率で -0.286 ($N=7, p=0.51$)、煙突への入り込み率で -0.036 ($N=7, p=0.96$)、築造率で 0.691 ($N=7, P=0.10$)となり、有意性は認められなかったが、係数の値の傾向は予測を支持するものであった。

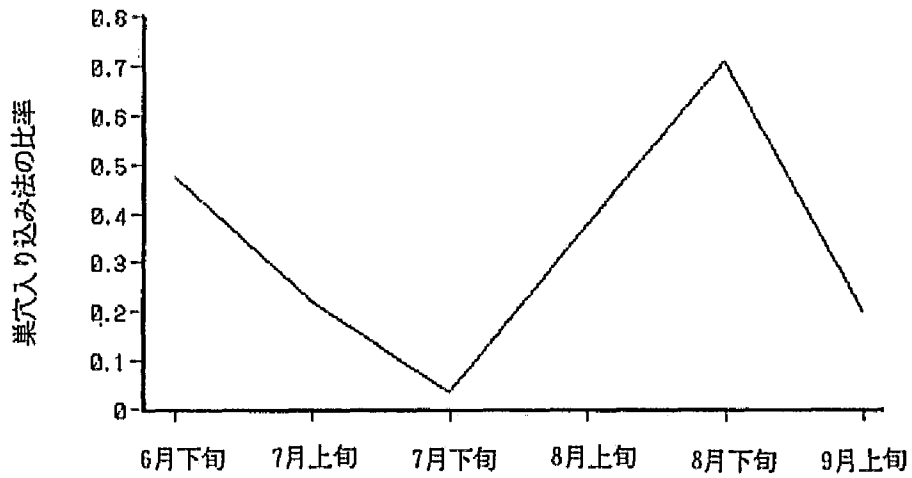


図5-18 オオカバフスジドロバチの巣穴への入り込み法を選択した比率の季節変動 (1982年、st. 71)

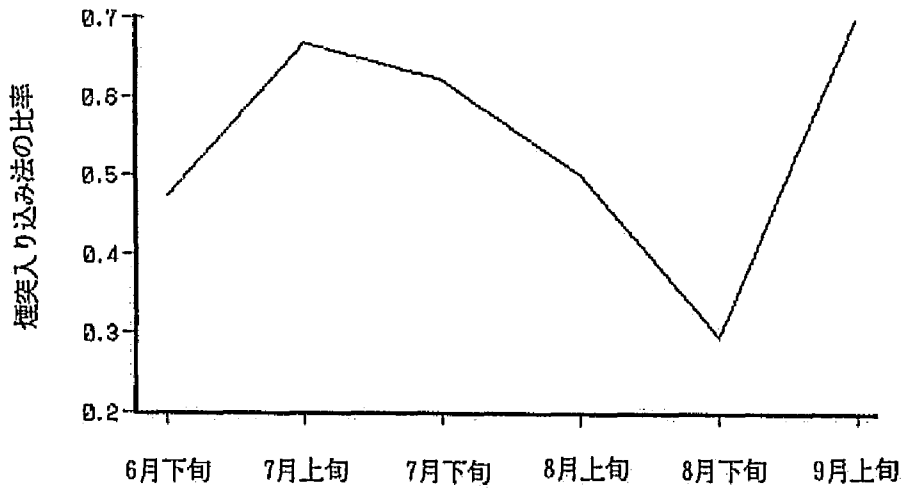


図5-19 オオカバフスジドロバチの煙突への入り込み法を選択した比率の季節変動 (1982年、st. 71)

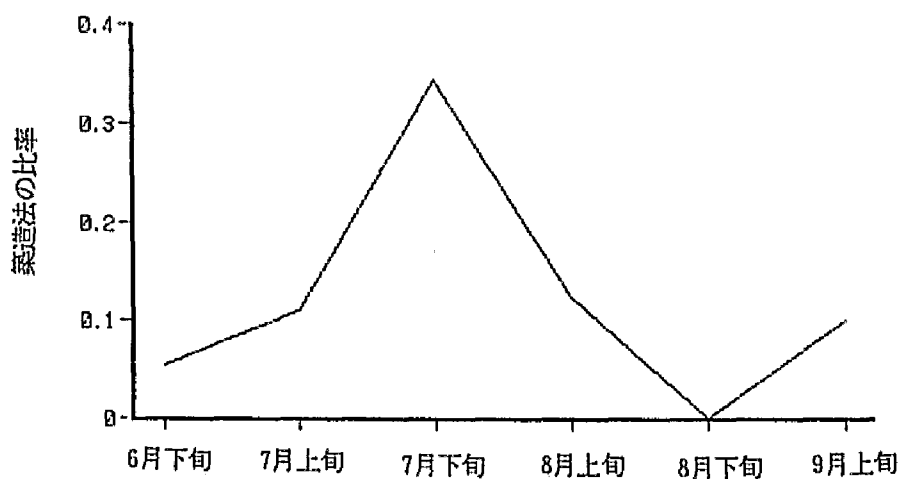


図5-20 オオカバフスジドロバチの築造法を選択した比率の季節変動 (1982年、st. 71)

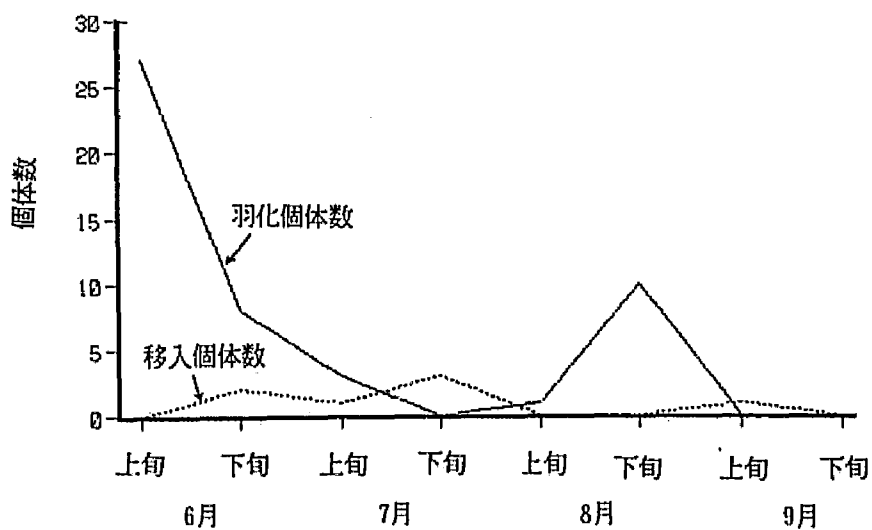


図5-21 オオカバフスジドロバチの羽化、移入個体数の季節変動 (1982年、st. 71)

5-3-6 巣獲得方法と繁殖成功度

前小節で示された巣獲得法の選択順位から判断すると、ハチにとって巣穴入り込みがもっとも繁殖成功度が高く、煙突入り込み、築造の順にその成功度が落ちていくという予測ができる。ここではこの点について明らかにする。

繁殖成功度を比較する場合、個体単位の生涯、あるいは時間当りの成功度を用いる場合と（たとえば、Clutton-Brock, Albon & Guinness (1988)）、個体を限らずに、行動決定の種類ごとにそれらの値を計算する場合（たとえば、Brockmann & Dawkins (1979)）が考えられる。Dawkins (1982)も指摘しているように、このどちらを採用するかは状況に応じて決めるべきであろう。ここではこの2通りのやり方をどちらも検討してみることにする。なお扱ったデータはすべて標本数が充分得られた第1世代についてのものである。

まず、個体単位での繁殖成功度と各個体の前翅長との関係をみたのが表5-12である。結論としては個体の大きさと繁殖成功度のさまざまなパラメータの間には有意な相関が認められなかった。

次に、生涯の行動を追跡できた12個体が一生の間におこなった獲得法の決定のうち、それぞれの獲得法の占める割合を個体ごとに計算し、これと繁殖成功度との相関をみた（表5-13）。どの獲得法を多く選択したかは、その個体の成功度とは有意な関係がなかった。ただし、巣穴入り込み法をとる比率が高い個体ほど、寿命が短くなり、その結果さまざまな成功度が下がるという傾向が若干認められた。この理由は、巣穴つきの巣に入り込みをしても、煙突を作ってその巣の先住権を確立する前に頻繁に他個体の侵入を受け、激しい戦いになり、けがなどによる寿命の短縮がおこるためと考えられる。このことは前項で述べた、巣穴入り込み法がハチの巣獲得法の中でもっとも選好順位の高い方法であるという事実と一見矛盾するようにみえる。しかし、ここで取り上げた個体毎の巣獲得法の選択比率と成功度の相関をとるという方法は、獲得法自体の成功度を評価する上では不適切かもしれない。

表5-12 前翅長と繁殖成功度の相関はあるか？（1982年第1世代、st.71）

成功度	N	Spearmanの 順位相関係数	p
日当り産卵数	21	-0.357	0.095
日当り次世代成虫生産数	21	-0.075	0.750
寿命	12	-0.187	0.545
生涯産卵数	12	-0.336	0.275
生涯次世代成虫生産数	12	-0.306	0.332

表5-13 ある個体がどの獲得法をよく採用したかが繁殖成功度に影響するか？（1982年第1世代、st.71）

X（繁殖成功度）	Y（生涯における 獲得法の選択比率）	N	Spearmanの 順位相関係数	p
寿命	巣穴入り込み	12	-0.434	0.16
	煙突入り込み	12	0.307	0.32
	築造	12	0.356	0.28
生涯産卵数	巣穴入り込み	12	-0.279	0.38
	煙突入り込み	12	0.126	0.69
	築造	12	0.318	0.33
生涯次世代成虫 生産数	巣穴入り込み	12	-0.477	0.13
	煙突入り込み	12	0.347	0.27
	築造	12	0.469	0.15

そこで次にハチがとった選択毎のエピソード（たとえばハチが一生の間に、巣穴入り込み－巣穴入り込み－築造－煙突入り込みという選択をおこなったとすればハチは4回のエピソードを経験したことになる）について解析する。この方法のほうが検出力は上がるであろう。

どの獲得法がもっとも成功率が高いかを日当り産卵数および日当り次世代成虫生産数で比較したのが表5-14である。なおここでは営巣開始直後になんらかの原因で営巣が中断されたデータを除き、7日以上営巣がみられたエピソードのみを扱った。また、各エピソードの所要時間は、直前に営巣していた巣から離れてから、現在営巣している巣を離れるまでとした。表から日当りの産卵数、次世代成虫生産数ともに巣穴入り込み、煙突入り込み、築造の順に高いことがわかる。ただし、巣穴入り込みと築造を比較しても、その差は産卵数で1.53倍、次世代成虫生産数で1.31倍とそれほど大きな差ではなかったといえる。

上に述べた比較法は、獲得法間の比較をおこなう上で正しい方法である (Brockmann, Grafen & Dawkins, 1979)。しかし、これでは統計的に有意差の検定をおこなうことができない。そこで、個々のエピソードにおける日当りの産卵数および次世代成虫生産数を求め、その平均値を獲得法間で比較する方法をとった。その結果が表5-15である。表5-14の結果と同様、成功度が高かったのは、巣穴入り込み、煙突入り込み、築造の順であった。しかし一元分散分析の結果、成功度はいずれのパラメータについても獲得法間で有意な差が認められなかった。このことを前小節で扱った選択の優先順位とあわせて考えると、成功度は獲得法間でそれほど大幅に違っているわけではないが、その有利さは巣穴入り込み、煙突入り込み、築造の順になっているので、ハチはこの順に好んで選択していることが示唆された。

5-3-7 小生息場所間の移動行動の決定過程

オオカバフは巣作りをする前にその小生息場所で営巣するか他の小生息場所へ移動するかの決定をしなければならない。表5-16は、st.71における1982年のオオカバフの移出入状況を示したものである。この

表5-14 獲得法ごとの繁殖成功度の比較（1982年第1世代、st.71、全エピソードの合計）。

獲得法	エピソード 数	総 所要日数	日当り（総） 産卵数	日当り（総） 次世代成虫生産数
巣穴入り込み	31	359	0.089 (32)	0.042 (15)
煙突入り込み	81	303	0.076 (23)	0.040 (12)
築造	14	154	0.058 (9)	0.032 (5)

表5-15 獲得法ごとの繁殖成功度の比較（1982年第1世代、st.71、エピソードごとの平均値の比較）。

獲得法	エピソード 数	平均日当り 産卵数	平均日当り 次世代成虫生産数
巣穴入り込み	31	0.092	0.043
煙突入り込み	81	0.085	0.039
築造	14	0.069	0.026
F値*		1.69	0.41
p		0.202	0.67

* 獲得法内の分散に対する、獲得法間の分散の比率

表5-16 オオカバフスジドロバチの小生息場所からの移出、移入状況（1982年、st.71）。

	st.71で死亡するまで 営巣	移出
st.71で羽化した個体	22	23
移入個体	2	5

小生息場所で羽化した個体のうち約半分弱が死亡するまで移出することなく営巣していたことがわかる。表5-17はこの小生息場所に1日以上営巣した個体についてその寿命（死亡までこの小生息場所にいた個体）、および滞在時間（途中で移出した個体）を示したものである。t検定の結果、移出個体と定着個体の滞在時間は有意な差が認められず、移出個体も一旦営巣を始めたものはかなり長い間滞在した後、移出することがわかる。一方定着個体の寿命は第2世代よりも第1世代のほうが長かった。このようにオオカバフは全体的にみて定着性が非常に強いことがわかった。では、移出行動はどのようなメカニズムにより決定されていたのであろうか。

従来、個体群の密度調節機構として、密度依存的な移動が重要な要因であることが指摘されてきている (Stubbs, 1977; 蔵, 1981)。しかし、実際の動物が周囲の密度をどのように感知し、何を基準に移動行動をおこしているのかについては従来ほとんど研究がなされていない。ここでは5-3-5における巣獲得法の選択行動の分析と同様の方法で移動行動の発現過程を検討する。ただし巣獲得法の場合と異なり移動行動については一度移出した個体はそれ以後の行動がまったく追跡できないため、検討できる項目が限られる。

A. 体の小さいハチほど移動しやすいということはなかった。

5-3-5のD.で述べたように、移出した個体と定着個体との間に前翅長の有意な差は認められなかった。すなわち、「逆境の中で最善を尽くす」戦略をハチはとっていなかった。

B. 巣を獲得する試みに何回失敗したかによってその小生息場所にとどまるか移出するかを決定していた。

巣の獲得法の部分でも述べたように、もしハチがまわりの状況を判断して移動行動の決定をおこなっているとすれば、たとえば「まず、その小生息場所で巣を探せ、もしそれを時間tだけ試みてだめなら他の小生息場所へ移動せよ」というプログラムに従っている可能性がある。しかし、これについてはすでに5-3-5のI.で検討したように、移動した

表5-17 オオカバフスジドロバチの平均寿命および小生息場所での滞在日数（平均±95%信頼限界（サンプル数）、1982年、st.71）。

	st.71で死亡するまで 営巣した個体	移出した個体
第1世代	^a 42.2±12.7 (12)	^b 29.6±9.6 (11)
第2世代	^c 24.5±4.7 (9)	^d 17.5±18.7 (2)

a-b, a-c, b-d, c-dの組合せのうちa-cのみ有意差あり (t=2.29, p<0.05)

表5-18 オオカバフスジドロバチの日当りの巣穴および煙突の存在数と移出決定率（移出数／（移出数+入り込み数+築造数））の一次回帰直線と相関係数（1982年、st.71）。

X	Y	傾き	切片	N	r	p
巣穴存在数	移出決定率	-0.044	0.296	6	-0.424	>0.1
煙突存在数	移出決定率	0.024	-0.079	6	0.535	>0.1

場合と定着した場合の営巣場所探索時間を比較しても有意な差は認められなかった。

そこで考えられるもう一つの可能性として「巣を獲得しようと試みて、 n 回失敗したら移動せよ」という戦略について検討してみる。①巢穴入り込み②煙突入り込み③築造④他の小生息場所への移出のそれぞれの決定に至った場合の、決定するまでの失敗試行回数（平均 \pm 95%CL(N)）は、① 1.03 ± 0.38 回(37)② 1.25 ± 0.35 回(89)③ 1.64 ± 1.04 回(14)④ 2.41 ± 0.87 回(22)となった。これをKruskal-Wallis検定で比較したところ、処理間での差が検出された($H=10.8$, $p=0.013$)。次にScheffeの方法によって個々の処理間の多重比較をおこなったところ、①と④の間($p<0.05$)および②と④の間($p<0.01$)で有意差が認められた。すなわち予測どおり、定着の決定、特に入り込み法の決定よりも移出の決定のほうがそれまでの巣の獲得に失敗した回数が多いことが明らかとなった。このことは平均的にみた場合、まず入り込みをおこない、それでうまくいかなかった場合に築造法に다가えし、そこでも巣の獲得に失敗した場合に移出の決定をおこなっている可能性を示唆している。特に、築造法をとるか、移出するか決定について、5-3-5のI.でみた探索時間の比較と、ここでみた失敗回数の比較を合わせて考えると、失敗回数は少ないが探索には時間がかかったような場合、すなわちかなりの時間営巣し続けた後乗っ取られたりした場合には、ハチは移出をせずに定着して築造法で巣を作ろうとしており、一方、探索時間はそう長くないが、失敗回数が多いような場合、すなわちいくつも巣の獲得を試みたがどれもすぐに失敗に終わってしまったような場合には、移出という決定をしていることがわかる。

以上のことから、オオカバフは営巣場所を獲得しにくい時期に移出しやすいだろうという予測がなりたつ。これについて次に検討する。

- C. 空巣数の多い時期には移出率が減り、営巣個体数の多い時期には増える傾向が若干認められた。

図5-21にst.71における1982年のオオカバフの羽化、および移入個体数の季節的变化を示した。羽化は、6月下旬に第1世代の、8月下旬に第

2世代のそれぞれピークがみられ、移入はほぼシーズンをとおして少しずつ見られることがわかる。これに対して死亡数と移出数の季節的变化をみたものが図5-22である。7月から9月にかけて死亡数は徐々に増えていくこと、また移出数は7月上旬に顕著なピークがみられることがわかる。前にも述べたが、st.71には6月後半に羽化直前の蛹を竹筒の中へ入れ、入口にゆるく泥を詰めた状態で自由に羽化させた。合計13個体をこのようにして付加したことがこの小生息場所の密度を高め、7月上旬における多くの移出をひきおこしたものと考えられる。この移出について移出の決定をする割合（移出率＝移出決定回数／（入り込みおよび築造決定回数＋移出決定回数））の季節的变化を図5-23に示した。7月前半および8月前半に移出の決定をする確率の高いことがわかる。

表5-18に、各時期においてst.71に存在する巣穴、および煙突の数と移出決定率の相関関係を示した。いずれも有意ではないが、巣穴数の多い時期には移出しにくく、逆に煙突の多い時期には移出しやすいことがわかる。前にも述べたように巣穴数と煙突数は、その時点での空巣数と営巣数とをそれぞれ近似的に表していると考えられるので、ハチは空巣数が多いときには定着しやすく、営巣数が多いときには移出しやすいといえよう。

以上の結果からオオカバフは巣穴あるいは煙突への入り込みを何回か試みることにより小生息場所の営巣密度を査定し、営巣密度が高い場合には移出していたことが明らかとなった。

5-4 論議

5-4-1 竹筒サイズの選択性

オオカバフは営巣する竹筒の内径の選択において、「まず10～15mmの竹筒を探せ、もしなければ25mm以上のものを選べ」というコストのかからない理想的な戦略をとっておらず、「見つけた10mm以上の竹筒

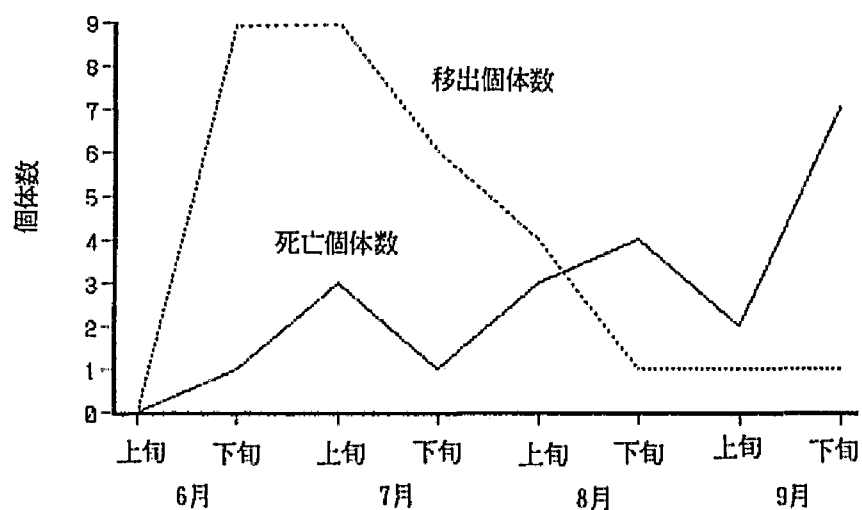


図5-22 オオカバフスジドロバチの死亡、移出個体数の季節変動（1982年、st. 71）

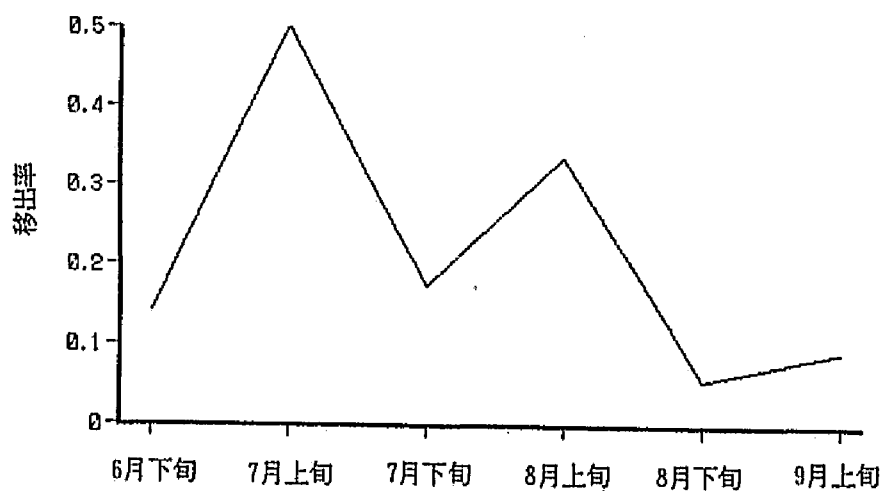


図5-23 オオカバフスジドロバチの移出決定率（移出数／（入り込み数＋築造数＋移出数））の季節変動（1982年、st. 71）

の中でなるべく細い竹筒を選んでいることが明らかとなった。彼らはなぜこのように巣作りにコストがかかることを考慮しないような戦略をとっていたのだろうか。何かそれ以外の要因があるのだろうか。一つの可能性として他個体との干渉があげられる。隣りあって営巣しているハチ同士はときどき巣穴をまちがって帰巣したり、それにとまって巣を乗っ取られることがある。内径約25mm以下の竹筒であれば1本の竹筒に1巣しか作れないのでこの危険はほとんどないのに対し、25mm以上であれば1本の竹筒に複数の巣が作られることが多いため、隣接して営巣しているハチとの相互干渉が頻繁に起こるようになる。これを避けるために、ハチはなるべく細い竹筒を選んでいた可能性がある。

もう一つの疑問は、なぜこのハチは泥の運搬をほとんど必要としないように、すなわち10mm前後の細い竹筒のみに営巣するいわゆる借坑型 (renting type) へと進化しなかったのかということである。これについては、岩田 (1971) が単独性カリバチの巣の設営法を比較考察して、借坑型は掘坑型 (borrowing type) や築坑型 (building type) から二次的に進化してきたものであること、またその借坑型への進化は、ベッコウバチ上科で2回、アナバチ上科で7回、スズメバチ上科では2回、ハナバチ上科では3回、合計少なくとも14回独立に起こっていることを示唆し、このような頻繁な借坑型への進化は、借坑型が他の型よりも労働の節約になるためであろうとしている。しかし、これに関しては単純に巣作りのコストだけから借坑型が有利であると決めつけることはできない。すべてのカリバチ、ハナバチ類が借坑型であるような状況下では、営巣場所をめぐる競争が激しくなり、自分で巣を築造する突然変異個体がより多くの子孫を残せるだろう。すなわち、カリバチ・ハナバチ群集内においては、進化的に安定な借坑型種と築造型種の比率が存在しており、現在オオカバチが借坑型になっていないのは、かれらにとって巣作りのコストよりも借坑型になったときの営巣場所探索のコストのほうが大きいためと考えられる。これは、種間頻度依存淘汰によって維持される共進化的に安定な群集 (CSC: Co-evolutionarily Stable Community) (Roughgarden, 1979, 1983; 松田, 1989) の好例であろう。

5-4-2 社会性進化の前適応としての巣獲得行動の可塑性

オオカバフは巣の獲得法の選択に際して、可塑性に富んだ行動をとっていることが明らかとなった。小生息場所における各時点での巣穴数、煙突数を逐次モニターしながらそれをもとに行動決定をおこなっていたからである。Brockmann & Dawkins (1979)によれば、単独性カリバチの一種、キンモウアナバチ（アナバチ科）は、やはり入り込み法と掘坑法（自分で巣穴を地面に掘る）の二種類の巣獲得法をもっているが、このハチは「各個体とも7:3の割合で入り込みと掘坑をおこなえ」というプログラムにしたがって獲得法を決定することが明らかにされている。このように各個体が2種類の行動をある決まった比率でおこなうような戦略は、進化的に安定な混合戦略(mixed ESS)と呼ばれるもので(Maynard Smith & Price, 1973)、オオカバフがとっていたような条件付き戦略とは異なり、可塑性に欠ける決まりきった行動様式である。条件付き戦略は、環境の時間的空間的な変動に対して可塑的な対応ができるという意味において進化的にはキンモウアナバチのとっていたような定型的な戦略よりも優れた行動パターンであるといわねばならない。系統的にみてドロバチ科がアナバチ科よりも上位に位置していることも考慮すると、このような巣獲得行動の可塑性の進化のあとがこの2種間の比較によってある程度類推できる。

ここで特に注目したいのは、社会性の進化と行動の可塑性の進化との関連についてである。系統的にみてドロバチ科のすぐ上に位置しているスズメバチ科においてはほとんどすべての種が真社会性である(Wilson, 1971)。社会性の進化を促す要因として近年注目を受けているのは、血縁選択による4分の3仮説(Hamilton, 1964)や外敵などの攻撃からの集団防衛の利点(Lin & Michener, 1972; Evans, 1977; West-Eberhard, 1978; 伊藤, 1986)、および親による子の操作仮説(Alexander, 1974; Charnov, 1978)などである。これらの諸説は互いに対立するものではなく、むしろ相乗的に作用することによって社会性の進化をうながしてきたという理解が現在では一般的である(Andersson

、1984; Brochmann, 1984; 伊藤, 1986; Krebs & Davies, 1987)。しかし、ここでは社会性行動を可能にするための前適応としての行動の可塑性の重要性を指摘したい。

Brockmann & Dawkins (1979)は前記のアナバチのデータをもとに、単独性カリバチから社会性カリバチへの進化が生じる条件を考察するための数理モデルをつくり、入り込み行動および掘坑行動それぞれのコストとベネフィットの値をいろいろ変化させて検討している。そして、もし相互の攻撃性が小さく、入り込みすることによるメリットが充分大きければ、ハチは協同で営巣するようになり、やがて社会性が進化するだろうという結論を導いている。しかし、この議論は明らかに循環論法である。ハチが協同営巣する（ハチの協同営巣性(quasi-sociality)が進化する）とすればそのような条件（相互の攻撃性が小さく、協同営巣するメリットが充分大きい）が整った場合に決まっているからである。問題は、そのような相互の攻撃性の減少がどのような状況でおこるかであろう。

共存していることのメリット、デメリットによってESSとしての集団行動が進化したと考えられるものとしてたとえば集合性昆虫や群れ生活をおくる脊椎動物の例があげられる(Bertram, 1978; Pulliam, Pyke & Caraco, 1982)。この場合には、もともと同種個体間での排他性もそれほど大きくなく、また共同といっても互いに近接して集団になっているというだけで、相互の干渉も協力する必要性もそれほどない。このような場合には単独性から集合性へのESSの変化による連続的な進化を考えることも可能だろう。しかし、Brockmann & Dawkins (1979)がいうような、ハチの協同営巣性の進化もこのように連続的なESSの変化だけで説明できるとする説には疑問が残る。まず、単独性のハチ類は、雌成虫が独力で巣を作り各育児室へ餌を貯蔵するため、巣に対する投資量が非常に大きい。このため単独性から協同営巣性への変化に際して要求される他個体に対する許容度の増大が、集合性昆虫などとは比べものにならないくらい大きいということがある。また、許容したとしても、複数個体が、カストの成立していない状況でまったく干渉しあうことなく資源採集や産卵をおこなうことによっ

て、単独でいるよりも高い繁殖成功度を得ることはたいへん難しいだろう。協同営巣性の進化が起こるためにはこれが必要条件である。実際、Brockmann & Dawkins (1979)も2個体のアナバチが相互に気づかずに数日間にわたって1つの育児室に給餌した例をあげているが、そこでの繁殖効率、2個体合わせても1個体で単独営巣する場合より劣っていた。

単独性から協同営巣性への進化がおこったのは、Brockmannらの扱ったアナバチのような、あるステレオタイプ化された行動パターンが遺伝するような昆虫においてではなく、もう一步進んで行動の可塑性を獲得した昆虫であっただろう。少なくともオオカバチはそのような行動の可塑性の萌芽を示していた。たまたま同じ巣で営巣せざるを得なくなったときに、単に攻撃しあうだけでなく、弱い方、あるいは小型の個体が甘んじてワーカー的な役割を演じるような融通がきけば、血縁選択の効果とあわせて協同営巣性の進化の可能性がでてくる。残念ながらオオカバチの場合は、同じ巣で出会ったときにこのような寛容性を示す行動は確認できなかったが、Sakagami & Maeta (1977, 1982)がしらべた、基本的には単独性のツヤハナバチの一種ではまったくいま述べたのと同様な「状況に応じて単独性になったり、協同営巣性になったりする」行動が確認されており、融通性のある条件付き戦略がとれることが社会性の進化の上で必要欠くべからざる条件であることを示唆している (Michener, 1985; Yanega, 1988も参照)。もちろんこのような「可塑的社会性」とでもいえる段階を経て、真社会性が確立してしまえば、それ以後は協同営巣性の圧倒的な有利さのために、社会性がESSとしてその種に定着するだろう。

このような膜翅目における可塑的行動の発達過程は多くの研究者によりすでに指摘されているところである (たとえば、岩田, 1971)。しかしその発達の理由や、その結果として社会性の進化が促されるであろうという見解については従来述べられていない。このような論点についての検討が必要である理由は、同じカリバチ、およびハナバチ類でも、スズメバチ上科やコハナバチ科においては頻繁に社会性が進化しているのに対し、基本的には同様な生活様式をもっているアナバ

チ上科、ベッコウバチ上科、およびヒメハナバチ科などでは、まったくといってよいほど社会性が認められないことの説明がこの点を考慮しないかぎり困難だからである。たとえば、アナバチ上科においてはしばしば同一巣に2個体が偶然に共存することがあるが、Brockmann & Dawkins (1979)によれば、従来の研究においてこのような共存が観察された42種のアナバチの中で協同営巣をおこなっていたものは2種にすぎなかった。

高等ハチ類のなかである分類群だけに社会性が発達した理由については、たとえばSeger (1983)が、コハナバチ科における生活環の特異性をとりあげている。すなわち、部分的年2世代という生活環が、季節的に雌にかたよった性比をもたらし、これが血縁選択に有利にはたらくことにより社会性の進化を可能にしたというのである。しかし、この論理はスズメバチ上科やケブカハナバチ科などには適用できないし、またほとんどの社会性ハチ類が、このような生活環を持ち得ない熱帯地域においてもっとも適応放散している事実も説明できない。むしろ、この仮説はコハナバチ科に限って適用できるものとみるべきであろう。

これに比べて、行動の可塑性の程度と社会性の発達程度はほとんどの高等ハチ類の分類群においてパラレルな現象になっている。このことは、単独性ハチ類の比較習性学的研究によって示されてきた多くの事例をみれば明らかなことである(たとえば、Tsuneki, 1956, 1957, 1958; Evans, 1966; 岩田, 1971; Evans & O'Neil, 1988など)。これは、社会性が発達したから可塑的な行動がとれるようになったのではなく、同じ単独性種を比較しても、たとえばカリバチ類の中でもっとも系統的に下に位置するベッコウバチ科よりもドロバチ科のほうがはるかに融通のきく行動をとっているのである(Iwata, 1942)。また、系統上この二つの科の中間に位置するアナバチ科では、行動の種類によっては一定の可塑的な行動をとる場合があることが知られている。たとえば、アナバチ科のハチが巣への侵入者に対して攻撃する程度は、それまでに巣に対して払ったコスト(Dawkins & Brockmann, 1980)や巣内の餌の貯蔵量(Pfenning & Reeve, 1989)に応じて変化することが報告されている。

高等ハチ類は巣をつくり、そこへ子の餌を収集してくるという生活様式を進化的に選んだ。とくに巣へ資源を持ち帰るという行動を選んだことが、彼らの可塑的行動の進化を急速に早めたもっとも大きな要因であろう。巣の場所および優良な資源採集場所を地形的に記憶し、状況によってはいくつかの資源採集場所の資源の豊富さも常にモニターしながらなるべく有利な場所、時刻（たとえば花の蜜分泌時刻など）において採集するような行動が淘汰されていったと考えられる (Pyke, 1979; Heinrich, 1979a)。この点において高等ハチ類は、きわめて複雑な行動決定機構の発達を運命づけられていたといわねばならない。社会性昆虫のワーカーや女王において、その可塑的行動を可能にする複雑な行動パターン命令システムがいろいろな局面において発揮されていることは、多くの研究から明らかである（たとえば、マルハナバチの採餌戦略 (Heinrich, 1979b) やミツバチのダンス言語読み取り能力 (Frisch, 1967) など）。

このような、可塑的行動が前適応となることにより、進化の速度や方向が大きく影響を受けるという考え方自体は、新しいものではない (Weislo, 1989; West-Eberhard, 1989)。しかし、ハチ類における社会性の進化を考える上で、以上述べてきた論点が必要不可欠であるということをごここでは強調しておきたい。

可塑的な条件付き戦略は他の昆虫類においてもいくつかの報告がある。雌の産卵行動についてはたとえば Ohgushi & Sawada (1985) がヤマトアザミテントウで、寄主植物上の密度が高くなると雌が産卵抑制をおこない、卵を再吸収して翌年の繁殖に備えることをしめした。採餌行動については、たとえば Inoue & Matsura (1983) のカマキリについての研究がある。餌との出会いの頻度に応じてカマキリは待ち伏せ行動と探索行動とをうまく切り替えていた。雄の雌探索行動については多くの例があるが、たとえばハッチョウトンボでは、雄は縄張りを作る行動と縄張りを作らず産卵に訪れた雌を捕まえて交尾する行動を、個体群密度に応じて使い分けていた (Tsubaki & Ono, 1987)。これらの可塑的な行動をする昆虫に対して、多くの昆虫のほとんどの行動は完全に生まれたときから決められた一定のパターンにしたがっていると

いう理解が一般的である。しかし、上にあげた産卵、採餌、雌探索、移動、および巣獲得行動などについては今後も条件付き戦略が多く発見されると考えられる。なぜなら、それらの行動決定における最適性の淘汰がおこるとすれば、定型的な行動様式よりも、条件に応じて戦術をかえられるやり方のほうが、はるかに高い適応度を得られると考えられるからである。なお、ここで付け加えておきたいのは、このような条件戦略をとる昆虫類において社会性が発達しなかった理由についてである。これまで述べてきたように、社会性の進化はハチ類の遺伝的、生態学的な特性によっておもにうながされたのであり、倍数性でしかも巣を作らないその他の分類群の昆虫類では、一定の可塑的な行動が発達していてもそれが社会性の進化につながる確率は低かったと考えられる。

5-4-3 移動分散行動を誘発する要因

オオカバフの小生息場所からの移出行動は、入り込みを何回か試行し、それに失敗した後におこることが示唆された。これは、短時間内に入り込みが成功すればそれによって巣獲得のためのコストが大きく軽減されるため、ハチはまずその可能性を探っていたものと解釈できる。しかし、移出行動を規定する要因はこれだけではないだろう。営巣開始後の、周囲の餌資源の獲得効率および外敵による攻撃頻度によっても移出の確率は変化するものと考えられる。その一つの傍証として、一定時間営巣した後には巣を乗っ取られたような場合には、ハチは移出よりも築造を選好したという事実（5-3-5）をあげることができる。小生息場所の餌および外敵にかかわる環境条件が好適であるという情報を得た後は、ハチはその小生息場所にとどまろうとしたのであろう。

すなわち、巣獲得方法の選択に際しては、小生息場所内における巣獲得コストを最小限にすることだけが目的であったのに対し、移出するか否かという問題は、小生息場所自体の全体的な評価をもとに決定されていたと考えられる。この意味において、巣獲得行動と移出行動それぞれの決定メカニズムは異なったレベルで論じられるべきもので

あろう。特に移出行動については、ハチの営巣開始後の移出について、餌獲得効率および外敵による攻撃率との関連から総合的に検討することが必要である。

5-4-4 個体群動態とのかかわり

オオカバフにとっての営巣場所、特に巣穴および煙突のついている古巣の利用可能性は、かれらの個体群動態にとって少なからぬ影響を与えていた。まず、各個体を個々にとりあげれば、古巣に入り込んで再利用できるか、もしくは自分で新しい巣を作るかによってその産卵数は大きく異なることが示唆された。しかし、各小生息場所における部分個体群全体としては、古巣を利用することによる巣作りコストの軽減と、古巣をめぐる同種個体間での争い、乗っ取り合いによるコストの増大とがほぼつりあうことによって産卵数は同程度になっていた。このことから、個々の小生息場所において一定の比率で古巣が存在することがハチの部分個体群における総産卵数のレベルを規定し、ひいては部分個体群密度レベルを決める一つの要因になっていたことになる。

古巣の再利用をおこなうというオオカバフの特性は、かれらの移動分散性にも大きな影響をおよぼしていた。入り込みをおこなうメリットが大きいため、オオカバフが羽化した小生息場所にとどまる比率はオオフタオビなどに比べて非常に高かった。また小生息場所からの移出頻度の季節性も、利用できる古巣数の季節的な変動性に大きく左右されていた。ただし、移動分散性は餌の利用可能性および外敵による寄生圧によっても影響を受けていた。

古巣を再利用することに起因する彼らの帰郷性の高さは、上記の過程を通じて結局集団営巣性につながっていた。これは、寄生性昆虫類による寄生圧を高めることになり、彼らの成長段階における生存率に大きな影響を与えた。またそればかりでなく、対寄生者適応としての亜社会性を進化させる結果となり、個体群としては少産・高生存率という特徴をもたらされたのである。

第6章 総合考察

6-1 空間的に散在する個体群の動態における外敵、餌、および営巣場所の役割

Elton (1949, 1966)は、植物および動物一般における自然条件下での個体群の存在様式は空間的に散在したものであることを豊富な実例をあげるにより指摘した。本研究はこの点に関して、空間的に散在した分布をもつカリバチ類各種の各小生息場所における個体数が、①小生息場所への外敵の攻撃様式、②小生息場所周辺の餌資源の豊富さ、の2つの要因によって大きく左右されていることを示した。

本研究であつかった借坑性および築造性カリバチ類の自然状態での営巣場所は、木本類の幹部や枝部に開口している甲虫類の脱出坑、およびイネ科植物などの折れた茎内部などであり、本調査地におけるカリバチ類の小生息場所の空間分布は、自然状態でのかれらの小生息場所の分布とおおむね同様であつたものと考えられる。

空間的に散在した小生息場所を動物がどのように選択するかについては、Fretwell & Lucas (1970)およびFretwell (1972)によつてはじめて定式化された。彼らのモデルは、小生息場所の好適度が密度依存的に悪化するような状況では、個体は移動分散することによつて、より好適度の高い小生息場所を選択しようとするという仮定にもとづいている。この結果、各小生息場所における個体の適応度は同じになるはずであることをかれらは予測した。このようなことは、定性的にはすでに森下 (1952)やKluijver & Tinbergen (1953)らによつても指摘されていたことである。最近、Fretwellらの仮説を検証する研究がいくつか報告されているが(たとえばWhitham, 1978; Messier, Virgil & Marinelli, 1990など)、それらはいずれも小生息場所の好適度の密度依存的な悪化が資源をめぐる種内競争による場合をあつかつており、本研究のように寄生圧が密度依存的な悪化をもたらしている場合については従来報告がない。そこでここでは、まず各小生息場所における

カリバチの個体数に対して、寄生圧および餌資源量がそれぞれどのような影響をおよぼしていたかについて、より一般的な観点から検討してみたい。

第3章において詳しく述べたように、外敵による攻撃は各小生息場所におけるカリバチ個体数に対しておおむね密度依存的に働いていた。この結果、5種9世代中4種7世代で、卵から羽化成虫までの生存率は、密度依存的に低下していた（表3-17、3-19、および3-21を参照）。また、各小生息場所におけるハチ雌成虫の採餌効率は、周囲の餌条件によっておもに規定される一方で、営巣個体数が増えると採餌効率が下がるというような密度依存性は認められなかった（表4-12および図4-26を参照）。

この二つの要因がカリバチ類の個体群動態におよぼす複合作用について検討するために、図6-1に餌条件の異なる3種類の小生息場所におけるカリバチ類の営巣個体数と、生涯産卵数、卵から成虫までの生存率、および純増殖率との関係を模式的に示した。まず、餌条件のよい場所ほど1卵に給餌するための餌を集めきってしまうまでの時間が短かったことから、そのような場所での生涯産卵数は多いことが期待できる。ただし、これには雌成虫の産卵能力自体によって上限が存在することはいうまでもない。次に、どの小生息場所においてもカリバチ類の営巣個体数が増えるほど寄生率が増大し、生存率は下がっていた。この結果、生涯産卵数と卵から成虫までの生存率を乗じた純増殖率 R_0 と営巣個体数との関係は図の右のようになり、Fretwell & Lucas (1970) の理想自由分布を表わす図と同じものになった。各小生息場所における平衡個体数 $E1$ および $E2$ は $R_0=1$ の直線との交点であり、実際の営巣個体数はこの平衡個体数のまわりで変動していたものと考えられる。 E_{max} は、ハチの産卵速度に上限があるため、餌条件がどんなによい場所でも、また営巣場所（竹）がどれだけたくさんある場所でも、これ以上の平衡個体数は得られないことを示している。

Fretwell & Lucas (1970) のモデルがそうであったように、ここでもハチはその小生息場所の価値に関して全知であることが仮定されている。すなわち、小生息場所の周囲の餌条件および小生息場所における

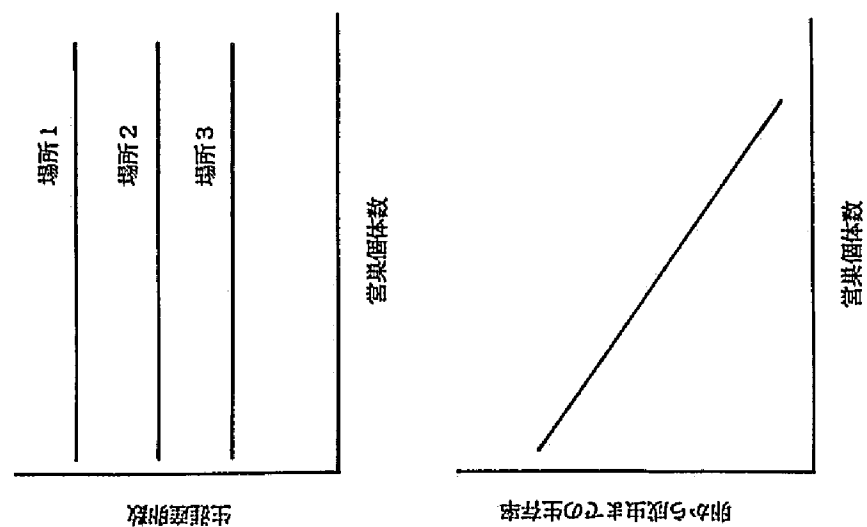
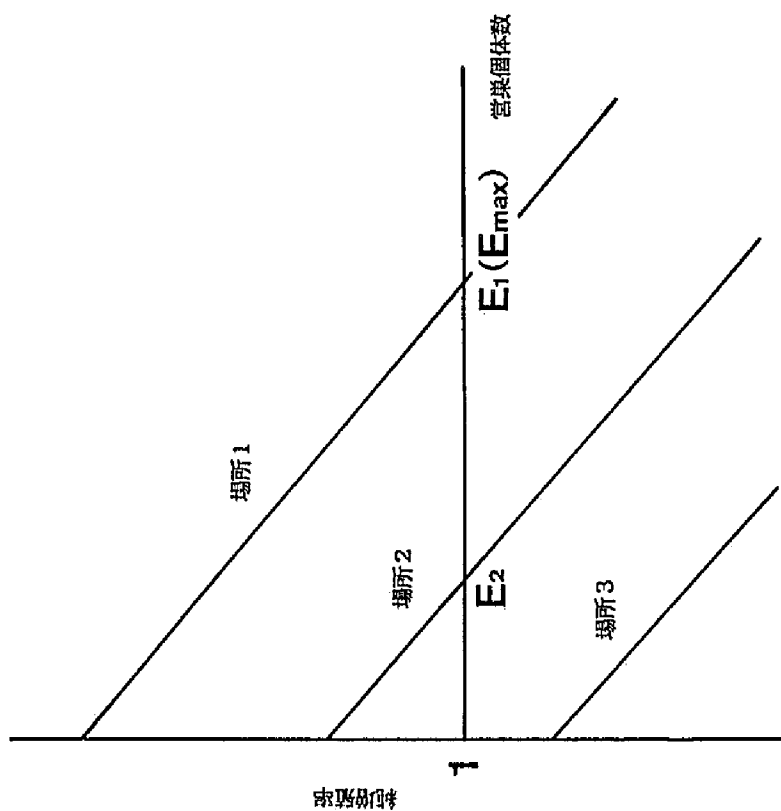


図6-1 餌条件の異なる3種類の小生息場所における営巣個体数と、産卵数、生存率および純増殖率との関係。本文参照。



外敵の攻撃頻度についての情報をすべて知った上でハチは生息場所を選択していることが期待されている。しかし、実際にはハチが巣を作り始める前に周囲を探索することによりこれらの情報を収集している徴候は認められなかった。おそらく、ハチは営巣を始めてから数日の間に、経験的に小生息場所の好適度を認識するのであろう。つまり、図6-1に示したようなメカニズムで小生息場所選択がおこなわれるのは、実際にはハチが営巣をはじめてしばらくたってからであろう。小生息場所の好適度が低い場合、具体的には、①餌あるいは外敵に関する条件がきわめて悪いため、営巣途中で巣を放棄して移出したり、②巣への産卵および給餌終了後、次の巣は別の小生息場所で作ったりする、などの選択がなされるであろう。実際に、①がおこったと思われる例は、特に周囲の餌条件が悪い場所で認められ、泥で巣を築造した直後巣を放棄する場合や、給餌途中の巣を放棄する場合が多く観察された。また、寄生者の産卵を受けた場合、育児室の内容物をすべて巢外へ捨てた後、巣自体を放棄し、移出する例もオオフタオビにおいて認められた。同じ例は、岩田(1975)によっても報告されている。②に関しては、図2-28で顕著に認められたように、営巣個体数の少ない(餌条件の悪い)小生息場所ほど連続して営巣がおこなわれる確率が低かった。

以上のモデルから予測されることとして、ハチの各小生息場所における平衡個体数はその場所の餌条件に応じてさまざまな値をとることがあげられる。図6-2は、オオカバフの各小生息場所における1年間の累積産卵数の頻度分布を示したものである。各小生息場所は、数十年にわたって継続的に稲城竹が存在している場所であった。このことと、1978年に設定された小生息場所(st.8)において、約6年間で営巣数が平衡点近くまで達したこと(図2-14および2-15)、および小生息場所ごとの年次的な個体数変動幅は小さかったこと(図2-14および2-15を参照)などから、図6-2に示されたオオカバフの営巣数は各小生息場所における平衡個体数をほぼあらわしているものと考えられる。さて、この図をみると、年間累積産卵数のレベルによって小生息場所はいくつかのグループに分けられることがわかる。まず、ほとんどの小生息場所は産卵数が5以下のグループに属していた。このような小生

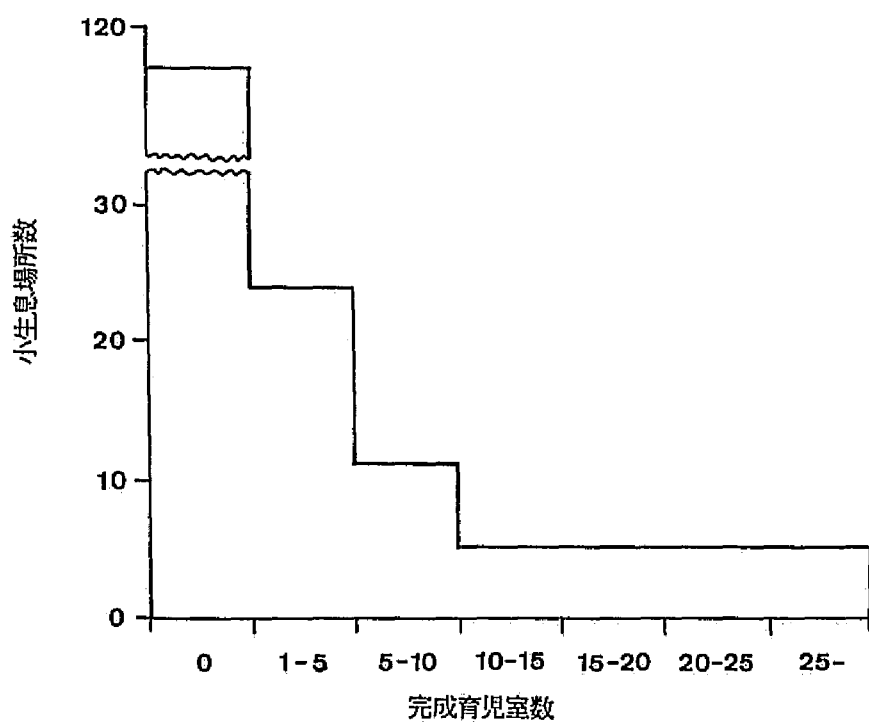


図6-2 オオカバフスジドロバチの各小生息場所における完成育児室数の頻度分布(1983年)。

息場所は、第4章でみたようにほとんど周囲に広葉樹林が存在していない、餌条件の悪い場所であった。営巣を始めてもハチはすぐに移出したと思われる。産卵数が5～25程度の小生息場所は餌条件が多少とも良好で例年ハチの営巣がみられたが、寄生者の密度依存的作用のためにこれ以上の個体数レベルには到達し得なかった場所である。一方、注目すべきは、産卵数が25以上であった5ヶ所の小生息場所である。これらの場所はいずれも共通した特徴をもっていた。すなわち、①稲城竹小屋内における稲城竹の設置のしかたが、竹の切口（オオカバフの営巣場所）がほぼ同じ平面にそろうような一般的な置きかたではなく、切口が小屋内で3次元的に散らばった形で設置してあるか、もしくは②設置してある稲城竹の切口周辺に草本植物がおおいかわさるように繁茂していた。このような状況下では、寄生者の攻撃は空間的に分断され、その寄生圧のかかりかたは、あたかもいくつかのハチの小生息場所が近接して存在しているときのようなものであったものと予想される。この結果、これらの小生息場所ではハチの個体数が通常の小生息場所よりも高いレベルまで到達していたのであろう。以上のように、図6-1から予測された平衡個体数の場所間での変異は実際にも認められたことになる。

次に、オオカバフの地域個体群全体の個体数を規定する要因としての小生息場所数の問題について触れる。図6-2から予測されるように、地域内、特に餌条件のよい場所にもっと多くの小生息場所が存在すると仮定すれば、地域全体のハチの個体数レベルはその分だけ増加するに違いない。植食性昆虫類などでは、昆虫の生息場所と餌資源の空間分布が大幅に重複している場合が多いため、生息場所の量および餌資源の量が個体数におよぼす影響についてそれぞれ分離して解析することが困難である。その点、中心点採餌性動物の場合はこの二つの資源の空間分布が異なっているのが普通なので、それぞれの分布状態が動物の個体群動態におよぼす影響については、個々に区別して分析する必要がある。

しかし、中心点採餌性動物に関する従来の研究においては、特に小生息場所の数がかれらの地域全体の個体数レベルを決める上で重要な

役割を果たしていることは看過されがちであった。鳥類においては、Village (1982, 1983)が、チョウゲンボウの一種 *Falco tinnunculus* の個体群において、営巣場所の不足が個体数を制限する要因になっていることを示したが、それ以外の鳥類の個体群動態に関する研究は営巣場所が充分にあるとの仮定のもとで、テリトリー、食物不足、および捕食者の攻撃圧などによる個体群密度の調節に着目したものが多い (Lack, 1954, 1966; Watson & Moss, 1970; Newton, 1980など)。たしかに、鳥類、中でもテリトリーをつくる種では営巣可能な場所の数よりもテリトリー形成可能な空間の数の方が少ない場合がほとんどなのであろう。しかし、カリバチ類およびハナバチ類に関しては、営巣に好適な小生息場所の分布状態がその種の個体群の空間分布を規定している場合のほうがむしろ普通である (Evans, 1957, 1970; Michener *et al.*, 1958; Richards, 1978; Brockmann, 1979; Endo, 1981)。しかし、この現象は従来の研究においては、営巣に好適な場所がなければその種は生活しえないという単純な視点でしか理解されてこなかった。

本研究の結果は、この点に関してもう一步進んだ理解が必要であることを示している。たとえば、本調査地域内に小生息場所（稲城竹小屋）が100倍の数に増えた状況を想定すれば、ハチの個体数は大幅に増大し、餌資源量に対して過剰になることによって、餌をめぐる競争関係が生じるであろう。その結果、ハチ個体数の調節機構が現在のものとは異なってくる可能性が高い。このように考えると、複数種類の資源の空間分布状態は、複合的に作用することによって、生物の個体数の調節機構そのものまでも可変的なものになっていることが明らかである。

ハチの営巣場所がその個体群動態にあたえる影響については、もう一点ふれておかなければならない論点がある。それは、営巣場所の探索および巣の築造（もしくは掘坑）に多大のエネルギーおよび時間を費やす種（たとえばオオカバフ）においては、営巣場所や巣をめぐる乗っ取りや入り込みが起こり、それが営巣時間のロスや個体の移入などを通じて個体群動態に影響しているという点である。このような

営巣場所をめぐる種内寄生は、単独性のカリバチ類およびハナバチ類について広く認められる現象である (Eberhard, 1972; Brodtkmann, 1979, 1980b, 1985; Coville & Coville, 1980; Endo, 1981; Field, 1989a, b)。しかし、その頻度は必ずしも高くはないこともまた事実である (Endo, 1981; Field, 1989a)。この理由は、第5章でも示した通り侵入者が巣の獲得に成功する確率が非常に低いことによるものであろう。巣の所有者はすでに巣に対してかなりの投資をおこなっているため、侵入者よりも巣の確保に固執する結果、ほとんどの場合所有者が勝利する (Dawkins & Brockmann, 1980; Krebs, 1982; Pfenning & Reeve, 1989)。このことから、カリバチ類およびハナバチ類にみられる種内寄生は、乗っ取りを目的としたものというよりも、空巣への入り込みをする過程で偶然生じたものである可能性が高い。

いずれにしてもオオカバフが営巣場所を決める過程において、まず他の巣への入り込みをおこなおうとし、それに失敗した個体、特にその小生息場所において営巣した経験の少ないものが移出する頻度が高いことが第5章で示された。すなわち、小生息場所における入り込み可能な巣穴および煙突の数が、その世代の営巣個体数の上限をある程度決めていたといえよう。しかし、入り込み可能な巣穴および煙突の数はその世代の羽化個体数に比例していたことから考えると、羽化個体数が多いほど入り込みできずに移出する個体数が増えるというような密度依存的な作用はほとんどもっていなかったものと考えられる。

パッチ状の環境で生活する動物の個体群動態を左右しているおもな要因はパッチ間の移動分散であることが、生命表を用いた多くの野外研究の結果をふまえて指摘されている (蔵, 1981; Kareiva, 1986; Price *et al.*, 1990)。一方、移動分散行動の進化をうながすための生態的な条件、および移動分散が個体群動態におよぼす影響に関する、数学モデルを用いた理論的解析もおこなわれるようになった (Gadgil, 1971; Roff, 1974a, b, 1975; Hamilton & May, 1977, Commins, Hamilton & May, 1980; Kuno, 1981)。しかし、このような移動分散行動をうながしている生態学的な究極要因が実際にどのようなものであるかについては、これまで餌資源の質の悪化 (岸本, 1965)、餌資源の

枯渴の事前回避 (Ohgushi & Sawada, 1985) などの可能性が示唆されてきたのみで、ほとんどの場合は密度が上昇すると移動分散性が増大するというようなデモグラフィックな形での現象としてしかとりあげられてこなかった。本研究ではこの点について、特に広食性捕食寄生者の密度依存的攻撃がドロバチ類の移動分散行動をうながす究極要因としてもっとも重要であることを示唆し、またオオカバフについては、具体的な移動分散行動の決定過程について行動生態学的に詳しい解析をおこなった。

6-2 中心点採餌性昆虫の有効利用への示唆

農林業の経営上、植食性昆虫の加害による損失は深刻なものがあり、それに対する対策が人史はじまって以来いろいろな形で講じられてきた (斎藤ら, 1986)。特に、今世紀の中ごろからは、害虫を撲滅するための切り札として合成殺虫剤の大量使用がおこなわれた (斎藤ら, 1986)。しかし、これらの努力にもかかわらず、作物および林木に害を与える昆虫類の種数および個体数は総体的にみて大幅に減ったとはいえない。確かに、往年のような大被害にいたることは未然に回避しようようになったが、たとえば稲の作付面積に対する虫害被害面積の比率は1973年から1983年の平均で約23%に達している (斎藤ら, 1986)。なぜ植食性害虫の数は減らせないのだろうか。

生態的に複雑な構造をもつ自然生態系においては、植食性昆虫の数が低レベルで安定しているという事実が最近多くの研究によって明らかにされてきている (たとえば伊藤 (1990) を参照)。この低密度安定化を可能にしている要因が、多様な生物による捕食や寄生によるものなのか、それとも植食性昆虫と植物との相互適応的な関係によるものなのか (たとえば、昆虫の可食部分は植物体の一部にすぎないという Feeny (1970) および Strong, Lawton & Southwood (1984) の見解を参照) については第2章に述べたようにまだ意見の一致がみられていない。もちろん、この前者と後者は互いに相反するものではなく、真理はその中庸にあるというべきであろう。植物の抵抗性と、捕食者や寄生者の

はたらきのどちらかが絶対的に植食性昆虫の個体数を制限しているのではなく、種により、生息環境によってその相対的な重要性が変化するものと思われる。

さて、もし捕食者や寄生者のはたらきを重要視する前者の立場に立つならば、害虫の数を減らすためには、栽培環境における生物種の多様性を高めればよいと考えられる。多様な捕食者、寄生者を維持するために混作や粗放的な栽培様式を採用し、合成殺虫剤の使用などを制限するべきであろう。一方、後者の、植物側の抵抗性を重視する立場にたてば、人類が品種改良により人間にとって（昆虫にとっても）食べやすい栽培植物を創出したこと自体が害虫の大発生を誘発していると考えられるので、農耕地における上記のような生物的防除のみによる防除効果には究極的に限界があり、それ以外のなんらかの人為的な方策により、発生した害虫を除去する必要があることになる。

現在おこなわれている害虫防除法としては、残効性が低く種特異的にはたらく殺虫剤の使用、天敵の有効利用、および耕種的防除法などを害虫の発生量に応じて適宜組み合わせておこなう総合防除法がもっとも現実的で、より安全な方策であると考えられている（深谷・桐谷，1973；van Emden，1974；Stiling，1985）。これは、どちらかというところ後者の立場にたった害虫除去の考え方である。一方、最近日鷹・中筋（1990）は、前者の立場から、無農薬農法による水稻栽培田において害虫および天敵の動態を調べ、最少限の適切な管理をほどこせば農生態系における生物群集は害虫の大発生を抑えうることを示唆した。ただし、日鷹らは、単なる粗放的な栽培ではなく、常に栽培者が適切に手を加えていくことによってのみ、無農薬農法は可能であるとしており、彼らの結論は必ずしも総合防除の考え方と相反するものではない。

さて、本研究で得られた結果は、以上述べてきたような文脈の中でどのように位置づけられるであろうか。従来、アシナガバチ類などの中心点採餌性昆虫による捕食が害虫の数を減らす上で一定の役割を果たしていることはくりかえし指摘されてきた（アナバチ類：La Rivers，1945。ドロバチ類：Jennings & Houseweart，1984。アシナガバチ類：古田，1968；Ito & Miyashita，1968；蓮井，1977；Hirose *et al.*

、1980。スズメバチ類: Steward, Smith & Stephen, 1988。アリ類: Jones, 1987; Jones *et al.*, 1987。)。また、その具体的な害虫防除への利用についてもおもに試験的に図られてきた (Rabb & Lawson, 1957; 守本, 1960; Lawson *et al.*, 1961; Nakasuji, Yamanaka & Kiritani, 1976; Gould & Jeanne, 1984)。しかし、広瀬 (1981) が指摘しているように特にアシナガバチ類については、その実用的な利用に関しては必ずしも成功しているとはいいがたい。この原因は、これら従来の研究がいずれも捕食者の人為的な導入 (たとえば営巣場所の確保や巣の移植など) による、その害虫に対する直接的な防除効果のみを評価しようとするものであったためと思われる。すなわち、捕食者と害虫の一对一の関係のみに着目して実験をおこなったため、巣周辺における餌の不足による巣の壊滅や、あるいは代替餌へのスイッチングなどによってその防除効果は低いものになっていた。中心点採餌性昆虫類の害虫防除への有効利用を真に追求するのならば、まずかれらの基本的な生活様式、特に採餌行動および巣の周囲の害虫および代替餌の供給量とかれらの個体群動態との関係を生態学におさえることが必須であろう。この点において、本研究は単独性のカリバチをあつかったものであるが、中心点採餌をおこなう捕食者一般に適用できる情報を提供している。

捕食性天敵および花粉媒介者として中心点採餌性昆虫を利用する際に、もっとも問題になるのは、対象とする害虫をどれだけ多く、また効果的に捕食させるか、あるいは対象作物の送粉をいかに効率よくおこなわせるかという点である。この目的のためには、対象作物の栽培圃場内、およびその周辺に適切な数の中心点採餌性昆虫を「常に」生息させておくことが必要である。なぜなら、害虫の発生時期および作物の開花時期のみにこれらの昆虫を導入することは人的コストがかかりすぎるため、実用的ではないからである。以上のような意味から、中心点採餌性昆虫の生息個体数を決定する生態学的な制限要因は何かということが、その有効利用を考える上でもっとも重要な問題であることが明白である。

本研究の結果によれば、餌資源、外敵、および営巣場所という3つの

要素がからみあうことによって単独性および亜社会性カリバチ類の個体数レベルが規定されていた。ハナバチ類、社会性カリバチ類、およびアリ類においても、程度の差こそあれこの3つの要因が、本研究でみたのとおおむね同様の作用様式によってその個体数レベルを決めていると考えても大きなまちがいはないであろう。さて、これら昆虫類の個体数を圃場周辺で常に高いレベルに維持する上において、周辺の環境条件はどのようなものが理想的か、またどのような人為的な操作をほどこす必要があるのだろうか。

まず、営巣場所および巣の人為的な付加は不可欠であろう。しかも、その巣の設置のしかたは1ヶ所に集中的におこなうのではなく、多数の小生息場所に分散させるほうが、餌資源の枯渇を防ぐ意味でも、また外敵による密度依存的な攻撃を多数の場所に分散させる意味でも有効であることが本研究の結果より示唆される。

次に外敵に対して有効な回避行動をおこなわない種については、外敵の攻撃を防ぐための装置を人為的に設置したり、あるいは寄生をうけた巣から寄生者を除去してやる必要があるであろう。しかしこれにはコストを要するので、できれば亜社会性以上の社会性を有する種を導入するほうが個体群を長期間存続させておく上では有効と思われる。

最後にもっとも困難な課題は、餌資源の恒常的な供給の問題である。これまで中心点採餌性昆虫の人為的な導入における失敗例のほとんどは、この餌供給の問題がその失敗の原因となっていた。すなわち、個体群を維持するためには、まず通常の時期には代替餌が充分周辺に存在していること、そして害虫の発生時期および作物の開花時期になれば採餌活動場所を周辺部からおもに圃場内へと移すこと、の二つの条件がともに満たされない限り、その有効利用は望めないのである。

代替餌の恒常的な供給に関しては、まずできるだけ食性の幅の広い昆虫種を選定することが必要である。中国における柑橘類の害虫防除に古代からツムギアリが利用され、一定の成功をおさめてきたのは(村上, 1981)、かれらの広い食性が、害虫の発生時期以外においても個体群の維持を可能にしていたためであろう。また、その一方でなるべく行動範囲の広い昆虫(たとえば、ミツバチ類やスズメバチ類など)を

利用することも必要である。この理由は、代替餌の生息場所が中心点採餌性昆虫の行動範囲内にどの程度存在するかがその個体群維持にとって重要だからである。最後に、圃場周辺の植生をなるべく多様な植物（特に、代替餌が生息している植物や代替餌となる花を咲かせる植物）が存在するように調節する必要がある。Myers (1931)は、中米のセント・ヴィンセント島でのアシナガバチの一種 Polistes cinctus によるワタの害虫であるヤガの一種 Alabama argillacea の防除が自然状態において達成されていた理由として、この島ではワタ畑周辺に雑木林が広く存在していた点をあげている。このような意味において混作をおこなうことや防風林の存在などは望ましいことであるが、そこへ栽植する植物種の選定については、上記の点を考慮して十分な吟味をおこなうべきであろう。

中心点採餌性昆虫類による採餌場所をうまく圃場内へと移行させることは、もっとも困難な問題である。一斉に開花する作物の花粉媒介に関しては、ハナバチ類が餌選好性のスイッチングをおこなうことが容易に期待できるが(Heinrich, 1976b, 1979b)、カリバチ類による害虫防除の場合には、採餌場所を変更させることは容易ではないであろう(Nakasuji et al., 1976)。しかし、中心点採餌性昆虫にとってはなるべく巣に近い場所で採餌する方が有利であること、およびかれらが餌の匂いにしばしば条件付けられること(Hirose & Takagi, 1980)などを考慮すると、巣を圃場内部に設置し、かつ必要に応じて巣周辺の害虫を切断するなどによりその匂いを発散させるなどの若干の人為的な操作をおこなうことにより、その防除効果は上がるものと考えられる。

桐谷・中筋 (1973)および桐谷 (1981)は、一年生作物を栽培している農生態系においては、寄主特異性の高い寄生性天敵は害虫より遅れて侵入してくるためその防除効果が期待できないのに対し、常に周辺部に生息している広食性捕食者は害虫の侵入に即時的に反応するため、より高い効果が期待できるとした。この指摘は、今後の害虫の総合防除を考える上において示唆的である。すなわち、われわれは農生態系がもともと自然を破壊することにより成立した人為的なものであることを再認識した上で、どのような人為的な操作によって農生態系が群

集としてより安定な構造を維持しうるかを探究していかなければならない。中心点採餌性昆虫は、その行動範囲が圃場以外にもおよび、農生態系と周囲の自然生態系をとりむすぶという意味において、このような人為的操作をデザインしていく上でもっとも重要な役割を果たしうるといっても過言ではないだろう。

6-3 繁殖様式の種間差と個体数の調節機構との関係

本節では、議論をオオカバフおよびオオフタオビの2種に限り、まずその繁殖様式の種間差、特に多産／移動および少産／定着の差がどのような要因によって生じていたのかについて論議する。次に、それぞれの種がとっていた繁殖様式の結果として、個体群動態がどのように特徴づけられていたかについて考察を加えたい。

市野 (1986) は、オオカバフが少産・保護／定着戦略を、オオフタオビが多産／移動戦略をそれぞれとっていた理由について二つの仮説をたてた。第一の仮説は、以下のような過程を経てオオカバフの少産・保護／定着戦略が淘汰されてきたとするものである。

1-A. オオフタオビは巣を発見したらすぐに産卵、給餌を始めることができるのに対し、オオカバフは巣の築造に約5日間を要するため、羽化した小生息場所にとどまってそこに存在する古巣を利用することによって得られる利益がオオフタオビよりも大きい。このためオオカバフは定着性を発達させた。

1-B. この結果オオカバフでは集団営巣性が一般的となった。しかし、集団営巣場所には寄生者が集中し、寄生圧が高まった。

1-C. 寄生を回避するため、育児期間を延長して子を保護するような個体が有利となり、個体群内に少産・保護戦略として定着した。

次に第二の仮説は、巣の価値が高い(1-A)ことから直接少産・保護戦略が進化したとするものである。すなわち、オオカバフでは産卵および給餌を始める時点においてすでに約5日間のコストを巣に対して払っている。このコストに見合うだけの報酬を得るためには、短期間で

産卵、給餌を終えてしまうよりも育児期間を延長することにより子の生存率を上げるほうが有利となる可能性が高い (Maynard Smith (1977, 1982) も参照)。図6-3は、最適な育児期間の長さを判定するためのグラフモデルをあらわしている。まず、任意の育児期間に対して卵から成虫までの子の生存率がどのような値をとるかを右上がりの曲線であらわした。これを保護曲線と呼ぶことにする。ハチが産卵をおこなうまでに要した期間だけ原点からx軸上を左へ移動した点から、上記の保護曲線に向かってひいた直線の傾きは、次世代成虫生産数/所要日数となり、これは1日あたり次世代成虫生産数を表わしている。この傾きが最大になるのは保護曲線に接するように直線を引いた場合であり、この時の接点のx座標が最適な育児期間を表わすものと考えられる。

図6-4および6-5は、オオフタオビおよびオオカバフの育児日数の予測最適値およびその実測値を示したものである。それぞれの種の保護曲線は、両種の生命表を参考にして、育児日数を増減させた場合に期待される子の生存率の増減を算出してもとめた。この結果、育児日数の最適値は、いずれの種においても1.5日程度と短く、オオフタオビについては実測値と一致したが、オオカバフでは実測値と大きく食い違っていた。この原因は、オオカバフの保護曲線の推定が、一部オオフタオビの生命表をもとにしていることによると思われる。オオフタオビの営巣していた人工竹は、オオカバフがおもに営巣していた稲城竹に比べて、ハチの営巣密度が低いため、寄生者の時間的、空間的な集中の程度が小さかった(第2章および第3章を参照)。このことから、オオカバフがおもに営巣していた稲城竹において、もしオオカバフが育児期間を短縮すれば、子の生存率は図6-5にみられる保護曲線よりも低下することが予想される。すなわち、この図で示されたオオカバフの最適な育児日数は過小評価になっているものと考えられる。

以上述べた二つの仮説は、たしかにオオカバフとオオフタオビの対比に関してはある程度つじつまのあうものであった。しかし、それ以外のハチ類における亜社会性もこれと同様の過程をふんで進化してきたと確かにいえるであろうか。たとえば、カバフの場合、借坑性であ

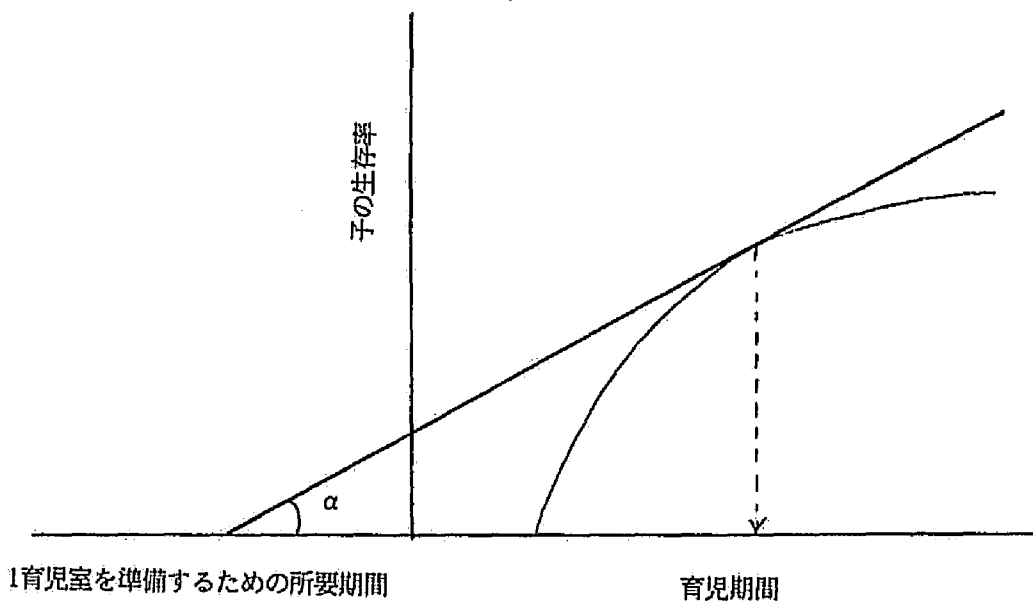


図6-3 最適な育児期間をもとめるためのグラフモデル。直線の傾き ($\tan \alpha$) は、「卵が成虫になる確率／卵のために消費した日数」となり、日あたり次世代成虫生産数をあらわす。

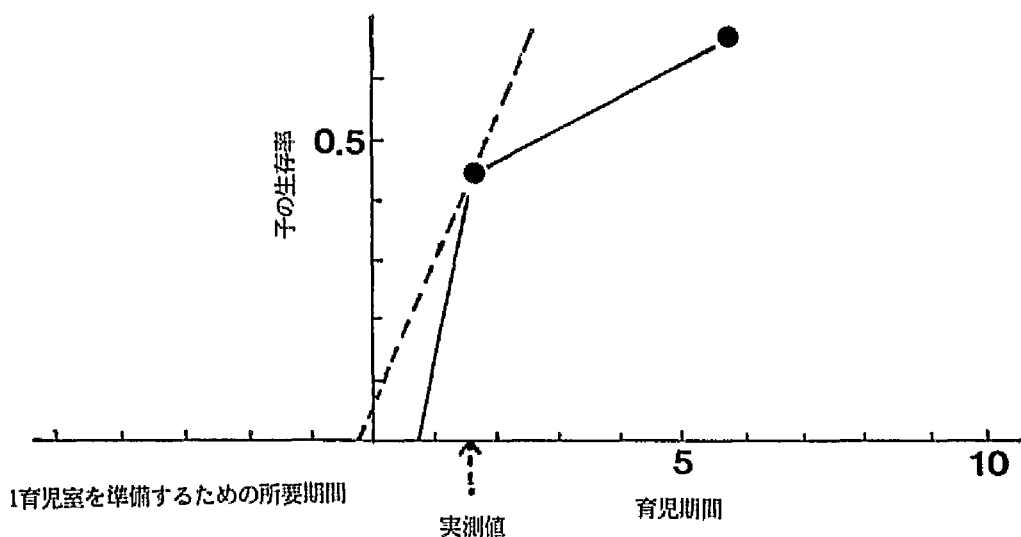


図6-4 オオクタオビドロバチの保護曲線および最適育児期間。育児期間が約5.5日間の場合の子の生存率は、オオカバフスジドロバチ第二世代のノミバエおよびドロバチヤドリニクバエによる寄生率をもとに推定した。

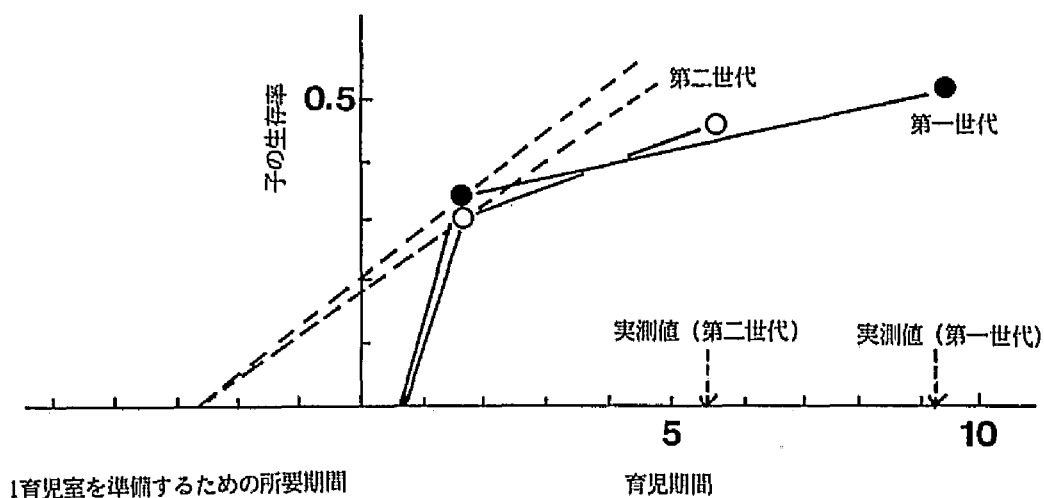


図6-5 オオカバフスジドロバチの保護曲線および最適育児期間。育児期間が約1.5日間の場合の子の生存率は、オオクタオビドロバチのノミバエおよびドロバチヤドリニクバエによる寄生率をもとに推定した。

るために巣の獲得にオオカバフほどの日数は要しなかったにもかかわらず、5日程度の長い育児期間をもち、しかも移動性が小さかった。

表6-1に、ハチ類のなかで現在亜社会性の種を含んでいる科について、亜科ごと、および巣の獲得様式ごとの亜社会性種の割合を、岩田（1971）のデータをもとにしてまとめた。なお、表中「借坑性a」は巣をありあわせの素材（土、石、木屑等）によって閉塞する原始的な充填閉塞型の場合を、借坑性bは可塑性を用いて巣を閉塞することから築造性や掘坑性のハチから二次的に進化してきたと考えられる場合をそれぞれ示している（岩田（1971）による）。この表から、巣の獲得により大きいコストのかかる掘坑性および築造性のハチほど、亜社会性を発達させやすい傾向があることが示唆される。すなわち、上記の市野（1986）による仮説が部分的に支持された。また、二次的に借坑性を獲得した種で亜社会性の比率が低かったことから、いったん獲得した亜社会性の性質がまた単独性へと変化する可能性も示唆された。ただし、掘坑性および築造性のハチがすべて亜社会性を有しているわけではなかったことも銘記しておくべきであろう。このことは、最適な育児日数を規定する要因として、外敵の攻撃圧および餌資源の利用可能性などの、巣獲得のためのコスト以外の生態的な要因が関与している可能性、および行動が最適化原理以外の要因、たとえば系統的な制約などによって規定されている可能性を示唆している。

一方、巣の獲得に要するコストの大きさの相違によって定着性（philopatry）が進化してきたとする市野（1986）の前述の1番目の仮説についても、巣の獲得にコストのかかる掘坑性および築造性のハチ類において、とくに集団営巣をおこなう種が広く認められることから（Iwata, 1942; 岩田, 1971）、ハチ類全般における定着性の進化にこの仮説が適用できる可能性が高い。これに関連して最近 Wcislo, Low & Karr (1985)、Toft (1987)およびYanega (1990)らは、掘坑性のハチ類において羽化場所からの移出率がきわめて低いことを定量的に示している。

ここまでにおいては、少産・保護／定着性の進化にかかわる生態的な要因として、巣獲得のためのコストの大きさが重要な役割を果たし

表6-1 亜社会性種が現存するハチ類の科における亜科別の亜社会性種のしめる割合（亜社会性種数／全種数）と巣獲得様式との関係（岩田，1971による）。

分類群	巣獲得様式			
	借坑性 a [*]	掘坑性	築造性	借坑性 b [*]
カリバチ類				
アナバチ科				
ドロバチ亜科	0/ 6	7/ 48	0/ 9	-
アハバチ亜科	-	2/ 29	-	-
ミホソアハバチ亜科	-	38/ 72	-	-
その他の亜科	0/ 26	0/286	0/ 8	0/ 27
ドロバチ科				
ドロバチ亜科	-	1/ 12	3/ 25	1/ 60
フタスズメバチ亜科	-	-	3/ 4	1/ 6
ハナバチ類				
ケブカハナバチ科				
クハバチ亜科	-	10/ ?	-	-
合計	0/ 32 (0%)	48/447 ^{**} (11%)	6/ 46 (13%)	2/ 93 (2%)

^{*}：「借坑性 b」は掘坑性および築造性から二次的に進化したものを、「借坑性 a」は原始的なものをそれぞれあらわす。本文参照。

^{**}：ハナバチ類のデータを除く。

表6-2 ドロバチ2種の個体群特性の比較。

	オオカバフスジドロバチ	オオフタオビドロバチ
巣の獲得様式	築造性	借坑性
産卵数	少	多
移動性	低	高
移動距離	小	大
個体数の年次変動幅	小	大
変動主要因	寄生圧	成虫の産卵過程
密度依存過程	寄生圧、成虫の産卵過程	成虫の産卵過程
個体数調節機構	成虫の移動分散	成虫の移動分散

ていることを指摘してきた。では、なぜコストのかかる巣獲得法を採用する種が出現したのであろう。これについては、借坑性のハチが利用できる営巣場所数が自然界において限定されていたため、それをめぐる競争が進化的なタイムスケールでおこり、種間でのニッチェ分割がうながされたためと思われる。掘坑性および築造性のハチの出現後、各巣獲得方法をとるハチの種の比率が共進化的な安定状態になって現在にいたっているとみるべきであろう。

定着性と社会性との関連については、本研究以外にGadgil, Joshi & Gadgil (1983)が、定着性と協同性とが互いに正のフィードバックをくり返しながらかみ進化してきたという仮説を提出し、理論的に考察している。彼らのモデルは、各バッチにおいて資源が制約された状況下で、定着性、移動性、協同性および利己性の各遺伝子型の頻度がどのように変化するかをさまざまな初期条件下で比較したものである。結果は明解なもので、生態的な条件が、定着性に有利（不利）にはたらく場合には、より高い協同性（利己性）が進化し、一方、生態的条件が協同性（利己性）に有利にはたらく場合には、より高い定着性（移動性）をもつ遺伝子型が残るというものであった。彼らの結論は、ハチ類における半社会性（協同営巣性、semisociality）が、定着性との共進化によって達成されてきたことを示唆するものであり、ハチ類において亜社会性と定着性との平行的に進化してきたとする本研究の結論との関連において興味深い。

次に、視点を変えてオオカバフが少産・保護／定着戦略を、オオフタオビが多産／移動戦略を採用していたことにより、その個体群動態にどのような特質が生まれていたかについて考察する。

表6-2にこの2種の個体群特性を比較した。寄生圧がオオカバフの個体群動態に重要な役割を果たしていることがわかる。これに対して、オオフタオビでは寄生圧は具体的な変動および調節要因としては検出されなかった。しかし、第3章において他のカリバチ類と比較しながら論じたように、オオフタオビは潜在的に寄生者の密度依存作用をきわめて受けやすいため、他個体の営巣している小生息場所から必ず移出する性質をもっていた。このために個体群パラメータが寄生圧と表面

上無関係であるかのように見えていたにすぎない。実際には寄生圧の影響をむしろオオカバフ以上に大きく受けていたとみるべきであろう。

さて、個体群の調節機構はいずれの種においても成虫期の移動分散であった。すでに第2章などで指摘してきたように、この移動分散性が、どのような生態的な究極要因に対して進化してきたかという点こそが重要である。この2種のドロバチについてはいずれも小生息場所に対して密度依存的に作用する寄生圧が、移動分散性の主要な原因となっていた。ハチ各個体は図6-1に示したシュマにしたがって小生息場所選択をおこなう結果、密度依存的な寄生圧を避ける形で移動をおこなっていたものと考えられる。すなわち、ここで明らかになった論点は以下のようなものである。「互いに近縁な2種を比較した場合、おのおの種の繁殖行動および移動行動に関するパラメータが異なり、またその結果として個体群パラメータが異なっている、2種の個体群にはたらく生態的な過程がほとんど同一であるような場合が存在する」。

これを逆にみれば、生態的にほとんど同様の条件下で生活している2種でも、巣を築造法によって作るか、借坑法によって得るかというような系統上の制約などによって、多産－少産、移動－定着というような行動パラメータの変化は容易に起こりうるともいえる。ドロバチ2種の個体群パラメータは、通常予測されるように、少産種で個体数の変動幅が小さく、多産種では寄生圧による攪乱を受け、個体数変動幅が大きかった。しかし、このような個体群パラメータの相違は単に少産－多産という繁殖行動の差のみによるものであり、個体群自体に働く生態的な諸要因の作用様式は、基本的に両種に共通であった。

生物界全体をみわたせば、少産－多産の性質がある特定の生態的環境のもとで発達しているように見えることは事実であるが、近縁種の比較においては、環境要因よりもむしろ各種のとっている生活様式の微細な相違点が少産－多産を決めているのであろう。個体群動態における種間差は、このような行動の差によってもたらされた単なる結果にすぎないということを最後にくりかえしておきたい。

要約

自然界における動物の行動パターンは、それを取り囲むさまざまな栄養段階の生物とのかかわりにおいてはじめて理解できる。行動の結果としての個体群動態もまた、競争者個体群、餌生物個体群、および天敵個体群との種間関係のなかで包括的にとらえられなければならない。本研究では、竹筒内に作った巣を中心として生活を営む単独性および亜社会性のドロバチ類4種をとりあげ、競争者としての同種および異種のカリバチ類、巣の周辺に生息する餌昆虫類、および巣に攻撃を加える天敵類との種内および種間相互作用のなかで、その行動と個体群動態の実態をとらえ、解析した。調査地は、京都市北部の約10km四方に散在する約150ヶ所のハチの小生息場所とその周辺である。4年間にわたり、ドロバチ類とそれをめぐる生物群の群集動態に関する調査（のべ150日間）、およびかれらの行動に関する調査（のべ800時間）をそれぞれ野外においておこなった。ドロバチ4種のうち、オオカバフスジドロバチ Orancistrocerus drewseni（以下オオカバフ）は、泥を用いて巣を作る築造性のハチで、各小生息場所に数十本ずつ、数十年間以上にわたって継続的に設置されている竹竿（稲城竹）の切り口内部に営巣した。一方、調査地域内で竹筒内に営巣がみられたそれ以外のドロバチ3種を含むすべてのカリバチ類はいずれも既存坑を利用して巣を設ける借坑性のハチで、各小生息場所に約100本ずつ人為的に設置した竹筒（人工竹）の内部に営巣した。得られた結果は以下のように要約される。

1. ドロバチ類4種の雌成虫はおもに巻葉性の鱗翅目幼虫を狩り、それを幼虫の餌として与えた。単独性ドロバチ2種（オオフタオビドロバチ Anterhynchium flavomarginatum、以下オオフタオビ、およびカバオビドロバチ Euodynerus dantici、以下カバオビ）は餌を貯めた後、卵が孵化する前に育児室を閉鎖した。一方、亜社会性ドロバチ2種（オオカバフ、およびカバフスジドロバチ Pararrhynchium ornatum、以

下カバフ)では卵が孵化した後も数日間幼虫に対して給餌を続けた。
4種はいずれも前蛹態で越冬し、翌年6月から10月の間に1世代もしくは
2世代の雌成虫が営巣活動をおこなった。活動時期は種間で大幅に重複
していた。(第1章および第2章)

2. オオカバフの4年間8世代にわたる個体数の年次変動幅は1.23~2.
08倍と小さく、その変動パターンは小生息場所間で多少とも同調して
いた。変動主要因は卵から成虫までの生存率であり、個体数調節要因
は成虫期の移動分散であった。オオフタオビでは4年間4世代の年次変
動幅は1.89~2.30倍であった。変動主要因および調節要因ともに成虫
期の移動分散であった。これら2種における移動分散をうながしていた
生態的な要因を明らかにするため、以下、営巣場所(3、4)、天敵(
5、6)、および餌(7、8)という三つの観点からそれぞれ検討した。
(第2章)

3. 調査地域全体における竹筒の利用率は、稲城竹で8%、人工竹で1
4~25%であった。稲城竹ではオオカバフのみが営巣した。一方人工竹
では16種以上のカリバチ、ハナバチ類が営巣したが、オオフタオビ、
オオカバフ、およびジガバチモドキ属数種 *Trypoxylon* spp. がそれぞ
れ優先種となっていた。種内および種間での営巣場所をめぐる直接的
な闘争は、オオカバフ個体間で若干認められるにとどまった。(第1章
および第5章)

4. 営巣場所として選択する竹筒のサイズは、借坑性カリバチ種間で
大幅に重複していた。一方、築造性のオオカバフはこれらよりも太い
竹筒を利用し、三通りの巣獲得方法をとっていた。すなわち、自分で
巣を作る築造法、入口の穴だけ開いている巣(おもに空巣)へ入り込
み、その巣を再利用する巣穴入り込み法、および煙突状の入口がつい
ている巣(おもに他個体が営巣中の巣)へ入り込む煙突入り込み法で
ある。かれらは、まず巣穴入り込み法を一定時間こころみした後、巣が
得られない場合には煙突入り込み法に転じ、それにも失敗した場合に

はじめて築造法を採用することが明らかとなった。雌成虫の生涯次世代成虫生産数を各獲得法間で比較したところ、多いものから順に、巢穴入り込み法、煙突入り込み法、築造法となった。（第5章）

5. カリバチ類9種の生命表を作成したところ、合計18の死亡要因が見いだされた。このうち、ドロバチやドリニクバエ *Amobia distorta*（以下ニクバエ）およびノミバエ科の一種 *Megaselia* sp. による寄生が、ほとんどのカリバチ種に対して主要な死亡要因となっていた。特にニクバエは、その寄主範囲の広さ（6種）、寄生率の高さ（6種の平均で15.7%）、時間的空間的な変動主要因としてのはたらき、および一貫した空間的な密度依存的な作用と、すべての面にわたってカリバチ群集の卵期から成虫期までの個体群動態に重要な影響をおよぼしていた。カリバチ各種は、この寄生圧に対して少産・保護または頻繁な移動分散という二通りの対抗戦略を二者択一的に採用していた。（第3章）

6. 小生息場所あたりの営巣個体数が多かったカリバチ3種（オオカバフ、チビドロバチ、ジガバチモドキ類）では、寄生者の密度依存的な攻撃により、卵期から成虫期にかけて空間分布が一様化していた。一方、小生息場所あたり営巣個体数が少なかったカリバチ3種（オオフタオビ、ヤマトハムシドロバチ、フタスジスズバチ）では、卵期から成虫期にかけての空間分布の一様化が認められなかった。この3種では雌成虫の移動性が高かった。（第2章および第3章）

7. オオカバフおよびオオフタオビは、それぞれ72種（1622個体）および27種（1135個体）の餌昆虫（鱗翅目幼虫）を採集していた。このうち21%（332個体）および55%（627個体）は両種に共通に狩られていた10種に属していた。両種の狩る餌1個体あたりの重量には種間で有意な差が認められなかった。一方、オオカバフの採餌効率は小生息場所におけるハチ密度が増加しても低下することがなかった。これらの事実は、餌をめぐる競争関係がさほど強いものではなく、しかもドロバチ個体群に対して密度依存的には機能していないことを示している。（第4章）

8. オオカバフの各小生息場所における個体数レベルは、餌昆虫のおもな生息場所である落葉広葉樹林が周囲にどの程度存在するかによって大きく左右されていた。餌条件の悪い小生息場所では採餌効率が悪く、また移出率が高くなっていた。（第2章および第4章）

9. 結論として、巣から周囲へ資源採集にでかける中心点採餌性昆虫としてのドロバチ類の個体群動態は、以下のように特徴づけられる。
①各小生息場所の好適度（そこにおけるハチの純増殖率）は、小生息場所周辺の餌条件によってまずその絶対的なレベルが決まり、次に寄生圧の作用によってその値が密度依存的に低下していった。②小生息場所ごとのハチの平衡密度は、ハチの純増殖率が密度依存的に低下していったちょうど1になる時点での密度であると予測される。すなわち、平衡密度レベルはこの場合、周囲の餌条件と寄生者の密度依存的攻撃との複合作用により決定されていた。③平衡密度周辺における具体的な密度調節機構は、寄生者による密度依存的攻撃による死亡、およびそれを回避するためのハチの移動分散行動であった。④地域全体としてのハチの個体数レベルは、ハチが生息可能な小生息場所の地域内における存在数によって決定づけられていた。（第6章）

10. 以上の結果をふまえ、①中心点採餌性昆虫類を害虫の捕食性天敵として有効利用するための生態学的な条件、および②ハチ類における少産・保護戦略の進化をうながした生態的要因、についてそれぞれ論議した。（第6章）

謝辞

この研究をまとめあげるにあたって、終始暖かい御支援と貴重な助言を与えていただいた京都大学農学部の久野英二教授に心より感謝したい。先生の透徹した論理に裏打ちされた指摘は、私にとって大きな刺激であった。京都大学生態学研究センターの井上民二教授には、投稿論文および本論文の校閲をはじめとして、この研究の始めから終わりまでつねに暖かいはげましと御支援をいただいた。心から感謝したい。香川大学農学部の岡本秀俊教授および市川俊英助教授は、遅れがちな本稿の進捗状況をはげまし、また暖かく見守ってくださった。深く感謝する。京都大学農学部の故巖俊一教授は本研究の機会を与えてくださり、生前は公私両面にわたってひとかたならぬお世話になった。京都大学農学部の高藤晃雄助教授、大崎直太博士、および岡山大学農学部の中筋房夫教授は、本研究の初期に多くの有益な助言を与えてくださった。立命館大学理工学部の遠藤彰助教授、岩田久二雄博士（もと神戸大学）、常木勝次博士（もと福井大学）、金沢大学理学部の大串龍一教授、および鹿児島大学の山根正気助教授からは、討論および書面を通じて、単独性カリバチ類の生態学的研究の面白さについて多くの示唆を与えられ、また力づけられた。

本稿第3章の一部については、Dr. G. J. Gamboa（オークランド大学）、伊藤嘉昭教授（名古屋大学）、坂上昭一博士（もと北海道大学）、およびDr. J. A. Rosenheim（エルサレムヘブライ大学）の各氏に校閲していただき、有益な助言および批判をいただいた。

昆虫類の同定については、吉安裕博士（京都府立大学、鱗翅目幼虫）、山根正気助教授（鹿児島大学、カリバチ類の一部）、桃井節也教授（神戸大学、ヒメバチ科）、加納六郎教授（東京医科歯科大学、ドロバチヤドリニクバエ）、久松定成博士（愛媛大学、ツリアブ科）、中根猛彦博士（もと鹿児島大学、ムモンオオハナノミ）、および後藤忠男博士（農林水産省森林総合研究所、ノミバエ科）の各氏にお手数をおかけした。野外調査に際しては、岩倉長谷町の谷口保忠氏および静市静原町の辻利喜男氏をはじめ多くの農家の方々に御協力いただいた。

また、野外調査遂行当時の京都大学農学部昆虫学研究室の大学院生諸氏には、野外生態学の概念や方法論をめぐる議論を通じて示唆を与えられることが多かった。これらの方々に厚くお礼申し上げる。

最後に、研究者として歩むことを理解し、物心両面にわたる支援を惜しまれなかった両親および義父母に深く感謝したい。妻尚子は、研究時間確保のための全面的な協力とともに、研究内容に関しても多くの新鮮な助言を与えてくれた。あらためて心より感謝したい。

引用文献

- Alcock, J. (1974) The behaviour of Philanthus crabroniformis (Hymenoptera: Sphecidae). J. Zool. 173:233-246.
- Alcock, J., C. E. Jones and S. L. Buchmann (1977) Male mating strategies in the bee Centris pallida Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). Amer. Natur. 111:145-155.
- Alexander, R. D. (1974) The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:325-383.
- Allen, T., S. Cameron, R. McGinley and B. Heinrich (1978) The role of workers and new queens in the ergonomics of a bumblebee colony (Hymenoptera: Apoidea) J. Kans. Entomol. Soc. 51:329-342.
- Andersson, M. (1984) The evolution of eusociality. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:165-189.
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch (1954) The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Askew, R. R. and M. R. Shaw (1986) Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Insect Parasitoids (J. Waage and D. Greathead eds.) pp. 225-264. Academic Press, Skokie, Ill.
- Atkinson, W. D. and B. Shorrocks (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. J. Anim. Ecol. 50:461-471.
- Bach, C. E. (1980) Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, Acalymma vittata (Fab.). Ecology 61:1515-1530.
- Beddington, J. R., C. A. Free and J. H. Lawton (1978) Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. Nature 255:58-60.
- Beddington, J. R., C. A. Free and J. H. Lawton (1978) Modelling biological control: on the characteristics of successful natural enemies. Nature 273:513-519.
- Bertram, B. C. R. (1978) Living in groups: predators and prey. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, first edition. (J. R. Krebs and N. B. Davies eds.) pp. 64-96. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bouletreau, M. (1986) The genetic and coevolutionary interactions between parasitoids and their hosts. In: Insect Parasitoids (J. Waage and D. Greathead eds.) pp. 169-200. Academic Press, Skokie, Ill.
- Brian, M. V. and A. D. Brian (1952) The wasp, Vespula sylvestris Scopoli: feeding, foraging, and colony development. Trans. R. Entomol. Soc. London 103:1-26.
- Brockmann, H. J. (1979) Nest-site selection in the great golden digger wasp, Sphex ichneumoneus L. (Sphecidae). Ecol. Entomol. 4:211-224.
- Brockmann, H. J. (1980a) The control of nest depth in a digger wasp (Sphex ichneumoneus L.). Anim. Behav. 28:426-445.
- Brockmann, H. J. (1980b) Diversity in nesting behaviour of

- mud-daubers (Trypoxylon politum Say; Sphecidae). Fla. Ent. 63:53-64.
- Brockmann, H. J. (1984) The evolution of social behaviour in insects. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, second edition. (J. R. Krebs and N. B. Davies eds.) pp. 340-361. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Brockmann, H. J. (1985) Provisioning behaviour of the great golden digger wasp, Sphex ichneumoneus (L.) (Sphecidae). J. Kansas Entomol. Soc. 58:631-655.
- Brockmann, H. J. and R. Dawkins (1979) Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. Behaviour 71:203-245.
- Brockmann, H. J., A. Grafen and R. Dawkins (1979) Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. J. theor. Biol. 77:473-496.
- Charnov, E. L. (1978) Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? J. theor. Biol. 75:451-456.
- Chesson, P. and W. W. Murdoch (1986) Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. Am. Nat. 127:696-715.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness (1988) Reproductive success in male and female red deer. In: Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems. (T. H. Clutton-Brock ed.) pp. 325-343. The University of Chicago Press, Chicago.
- Comins, H. N., W. D. Hamilton and R. M. May (1980) Evolutionary stable dispersal strategies. J. theor. Biol. 82:205-230.
- Comins, H. N. and M. P. Hassell (1979) The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids. J. Anim. Ecol. 48:335-351.
- Connell, J. H. (1975) Producing structure in natural communities. In: Ecology and Evolution of Communities. (M. L. Cody and J. M. Diamond eds.) pp.460-490. Belknap, Cambridge, Mass.
- Connell, J. H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35:131-138.
- Connell, J. H. and W. P. Sousa (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. Am. Nat. 121:789-824.
- Cook, R. M. and S. F. Hubbard (1977) Adaptive searching strategies in insect parasites. J. Anim. Ecol. 46:115-125.
- Cornell, H. V. (1983) The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by Cynipidae (Hymenoptera): why and how? American Midland Naturalist 110:225-234.
- Covich, A. P. (1976) Analyzing shapes of foraging areas: some ecological and economic theories. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:235-257.
- Coville, R. E. and P. L. Coville (1980) Nesting behaviour and male behaviour of Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 73:110-119.
- Cowan, D. P. (1981) Parental investment in two solitary wasps

- Ancistrocerus adiabatus and Euodynerus foraminatus (Eumenidae: Hymenoptera). Behav. Ecol. Sociobiol. 9:95-102.
- Craig, T. P., P. W. Price and J. K. Itami (1986) Resource regulation by a stem-galling sawfly on the arroyo willow. Ecology 67:419-425.
- Craig, T. P., J. K. Itami and P. W. Price (1990) Intraspecific competition and facilitation by a shoot-galling sawfly. J. Anim. Ecol. 59:147-159.
- Danforth, B. N. (1989) Nesting behavior of four species of Perdita (Hymenoptera: Andrenidae). J. Kans. Entomol. Soc. 62:59-79.
- Danks, H. V. (1971) Nest mortality factors in stem-nesting aculeate Hymenoptera. J. Anim. Ecol. 40:79-82.
- Davies, N. B. (1977) Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (Muscicapa striata): a field study on optimal foraging. Anim. Behav. 25:1016-1033.
- Dawkins, R. (1980) Good strategy or evolutionarily stable strategy? In: Sociobiology: Beyond Nature/Nuture? (G. W. Barlow and S. Silverberg eds.) pp. 331-367. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Dawkins, R. (1982) The Extended Phenotype. W. H. Freeman, Oxford.
- Dawkins, R. and H. J. Brockmann (1980) Do digger wasps commit the Concorde fallacy? Anim. Behav. 28:892-896.
- De Jong, G. (1979) The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. Neth. J. Zool. 29:33-51.
- Dempster, J. P. (1971) The population ecology of the cinnabar moth, Tyria jacobaeae L. (Lepidoptera, Arctiidae). Oecologia 7:26-67.
- Dempster, J. P. (1983) The natural control of populations of butterflies and moths. Biological Reviews 58:461-481.
- Dempster, J. P. and E. Pollard (1981) Fluctuations in resource availability and insect populations. Oecologia 50:412-416.
- Dempster, J. P. and E. Pollard (1986) Spatial heterogeneity, stochasticity and the detection of density dependence in animal populations. Oikos 46:413-416.
- Den Boer, P. J. (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheor. 18:165-194.
- Den Boer, P. J. (1987) Detecting density dependence. Trends in Ecology and Evolution 2:77-78.
- Diamond, J. M. (1980) Patchy distributions of tropical birds. In: Conservation Biology (M. Soule and B. Wilcox eds.), pp. 57-74. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Eberhard, W. G. (1972) Altruistic behaviour in a sphecid wasp: support for kin selection theory. Science 175:1390-1391.
- Ehrlich, P. R., M. C. Singer, S. W. McKechnie and L. E. Gilbert (1975) Checkspot butterflies: a historical perspective. Science 188:221-228.
- Elton, C. (1949) Population interspersions: an essay on animal community patterns. J. Ecol. 37:1-23.
- Elton, C. (1966) The Pattern of Animal Communities. Chapman and Hall, London.

- 遠藤彰 (1976) オオシロフベッコウバチの獲物選択とそれに作用する要因について. 生理生態 (Physiol. Ecol. Japan) 17:335-350.
- 遠藤彰 (1980) オオシロフベッコウバチとタイワンヤドリニクバエの寄主-寄生関係. 日生態会誌 (Jap. J. Ecol.) 30:117-132.
- Endo, A. (1981) Nesting success of the spider wasp, Episyron arrogans (Smith) (Hymenoptera, Pompilidae), and the effect of interactions with other insects around its nesting site. Physiol. Ecol. Japan 18:39-75.
- Evans, H. E. (1957) Study on the Comparative Ethology of Digger Wasps of the Genus Bembix. Comstock, Ithaca, N.Y.
- Evans, H. E. (1966a) The accessory burrows of digger wasps. Science 152:465-471.
- Evans, H. E. (1966b) The Comparative Ethology and Evolution of Sand Wasps. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Evans, H. E. (1970) Ecological-behavioral studies of the wasps of Jackson Hole, Wyoming. Bull. Mus. Comp. Zool. 140:451-511.
- Evans, H. E. (1977) Extrinsic versus intrinsic factors in the evolution of insect sociality. BioScience 27:613-617.
- Evans, H. E. and K. M. O'Neill (1988) The Natural History and Behavior of North American Beewolves. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Evans, H. E. and M. J. West-Eberhard (1970) The Wasps. Ann Arbor, the University of Michigan Press.
- Fabre, J. H. (1891) Souvenirs entomologiques, 4 serie. Delagrave, Paris.
- Feeny, P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51:565-581.
- Field, J. P. (1989a) Intraspecific parasitism and nesting success in the solitary wasp Ammophila sabulosa. Behaviour 110:23-46.
- Field, J. P. (1989b) Alternative nesting tactics in a solitary wasp. Behaviour 110:219-243.
- Free, C. A., J. R. Beddington and J. H. Lawton (1977) On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. J. Anim. Ecol. 46:543-554.
- Freeman, B. E. (1973) Preliminary studies on the population dynamics of Sceliphron assimile (Dahlbom) (Hymenoptera: Sphecidae). J. Anim. Ecol. 42:173-182.
- Freeman, B. E. (1976) A spatial approach to insect population dynamics. Nature 260:240-241.
- Freeman, B. E. (1977) Aspects of the regulation of size of the Jamaican population of Sceliphron assimile (Dahlbom) (Hymenoptera: Sphecidae). J. Anim. Ecol. 46:231-248.
- Freeman, B. E. (1981) The dynamics in Trinidad of the sphecid wasp Trypoxylon palliditarse: a Thompsonian population? J. Anim. Ecol. 50:563-572.
- Freeman, B. E. and K. Ittyeipe (1976) Field studies on the cumulative response of Melittobia sp. (hawaiiensis complex) (Eulophidae) to varying host densities. J. Anim. Ecol. 42:173-182.
- Freeman, B. E. and D. B. Jayasingh (1975) Population

- dynamics of Pachodynerus nasidens (Hymenoptera) in Jamaica. Oikos 26:86-91.
- Freeman, B. E. and J. R. Parnell (1973) Mortality of Sceliphron assimile Dahlbom (Sphecidae) caused by the eulophid, Melittobia chalybii Ashmead. J. Anim. Ecol. 42:779-784.
- Freeman, B. E. and C. A. Taffe (1974) Population dynamics and nesting behaviour of Eumenes colona (Hymenoptera) in Jamaica. Oikos 25:388-394.
- Fretwell, S. D. (1972) Populations in a Seasonal Environment. Princeton University Press, Princeton.
- Fretwell, S. D. and H. L. Lucas (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta biotheor. 19:16-36.
- Frisch, K. von. (1967) The Dance Language and Orientation of Bees. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- 深谷昌次・桐谷圭治編 (1973) 総合防除. 講談社, 東京.
- 古田公人 (1968) マツカレハ個体群の潜伏発生期における環境抵抗の実験的解析. 応動昆 12:129-136.
- Gadgil, M. (1971) Dispersal: population consequences and evolution. Ecology 52:253-261.
- Gadgil, M., N. V. Joshi and S. Gadgil (1983) On the moulding of population viscosity by natural selection. J. theor. Biol. 104:21-42.
- Gamboa, G. J. (1978) Intraspecific defence: advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. Science 199:1463-1465.
- Gibb, J. A. and M. M. Betts (1963) Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine. J. Anim. Ecol. 32:489-533.
- Gilbert, L. E. (1984) The biology of butterfly communities. In: The Biology of Butterflies. (R. I. Vane-Wright and P. R. Ackery eds.) pp. 41-54. Academic Press, London.
- Godfray H. C. J. and A. Grafen (1988) Unmatedness and the evolution of eusociality. Am. Nat. 131:303-305.
- Gould, W. P. and R. L. Jeanne (1984) Polistes wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests. Environ. Entomol. 13:150-156.
- Hager, B. J. and F. E. Kurczewski (1985) Cleptoparasitism of Ammophila harti (Fernald) (Hymenoptera: Sphecidae) by Senotainia vigilans Allen, with observations on Phrosinella aurifacies Downes (Diptera: Sarcophagidae). Psyche 92:451-462.
- Hairston, N. G., F. E. Smith and L. B. Slobodkin (1960) Community structure, population control, and competition. Am. Nat. 94:421-425.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. J. theor. Biol. 7:1-52.
- Hamilton, W. D. (1971) Geometry for the selfish herd. J. theor. Biol. 31:295-311.
- Hamilton, W. D. and R. M. May (1977) Dispersal in stable habitats. Nature 269:578-579.

- Harrison, S., D. D. Murphy and P. R. Ehrlich (1988) Distribution of the bay checkerspot butterfly, Euphydryas editha bayensis: evidence for a metapopulation model. Am. Nat. 132:360-382.
- 長谷川 博 (1973) シジュウカラの個体群研究 - 最近の研究の紹介 - . 個体群生態学会会報 No. 23:1-17.
- Hassell, M. P. (1971) Mutual interference between searching insect parasites. J. Anim. Ecol. 40:473-486.
- Hassell, M. P. (1978) The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Hassell, M. P. (1980) Foraging strategies, population models and biological control: a case study. J. Anim. Ecol. 49:603-628.
- Hassell, M. P. (1982) Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. Ecol. Entomol. 7:365-377.
- Hassell, M. P. (1985) Insect natural enemies as regulation factors. J. Anim. Ecol. 54:323-334.
- Hassell, M. P. (1986) Parasitoids and population regulation. In: Insect Parasitoids (J. Waage and D. Greathead eds.) pp. 201-223. Academic Press, Skokie, Ill.
- Hassell, M. P. (1987) Detecting regulation in patchily distributed animal populations. J. Anim. Ecol. 56:705-713.
- Hassell, M. P., J. Latto and R. M. May (1989) Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. J. Anim. Ecol. 58:883-892.
- Hassell, M. P. and R. M. May (1973) Stability in insect host-parasite models. J. Anim. Ecol. 42:692-726.
- Hassell, M. P. and R. M. May (1974) Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. J. Anim. Ecol. 43:567-594.
- Hassell, M. P. and R. M. May (1985) From individual behaviour to population dynamics. In: Behavioral Ecology. British Ecological Symposium (R. Sibley and R. Smith eds.), Blackwell, Oxford.
- Hassell, M. P., T. R. E. Southwood and P. M. Reader (1987) The dynamics of the viburnum whitefly (Aleurotrachelus jelinekii): a case study of population regulation. J. Anim. Ecol. 56:283-300.
- Hassell, M. P. and G. C. Varley (1969) New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. Nature 223:1133-1137.
- Hassell, M. P. and J. K. Waage (1984) Host-parasitoid population interactions. Ann. Rev. Entomol. 29:89-114.
- Hastings, A. (1977) Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems. Theor. Popul. Biol. 12:37-48.
- 蓮井秀昭 (1977) モンシロチョウの生存曲線と生命表の発生世代による変化. 日生態会誌 27:75-82.
- Hedges, P. A. and J. H. Lawton (1983) Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. Oikos 40:267-276.
- Heinrich, B. (1976a) The foraging specializations of individual

- bumblebees. Ecol. Monogr. 46:105-128.
- Heinrich, B. (1978b) Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. Ecology 57:874-899.
- Heinrich, B. (1979a) "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, Bombus vagans: an experimental analysis. Ecology 60:245-255.
- Heinrich, B. (1979b) Bumblebee Economics. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- 日鷹一雅・中筋房夫 (1980) 自然・有機農法と害虫. 冬樹社, 東京.
- 平嶋義宏監修 (1989) 日本産昆虫総目録. 九州大学農学部昆虫学教室発行.
- 広瀬義躬 (1981) 捕食性天敵としてのアシナガバチ類——餌の探索様式、自然制御力、害虫防除への利用をめぐって——. 植物防疫 35:351-356.
- Hirose, Y., Y. Suzuki, M. Takagi, K. Hiehata, M. Yamasaki, H. Kimoto, M. Yamanaka, M. Iga and K. Yamaguchi (1980) Population dynamics of the citrus swallowtail, Papilio xuthus Linne (Lepidoptera: Papilionidae): mechanisms stabilizing its numbers. Res. Popul. Ecol. 21:260-285.
- Hirose, Y and M. Takagi (1980) Attraction of two species of Polistes wasps to prey wounded by them. App. Ent. Zool 15:108-110.
- Hori, M. (1982) The biology and population dynamics of the tiger beetle, Cicindela japonica (Thunberg). Physiol. Ecol. Japan 19:77-212.
- Horn, H. S. and R. H. MacArthur (1972) Competition among fugitive species in a harlequin environment. Ecology 53:749-752.
- Howard, R. D. (1978) The evolution of mating strategies in bullfrogs, Rana catesbiana. Evolution 32:850-871.
- Hubbard, S. F. and R. M. Cook (1978) Optimal foraging by parasitoid wasps. J. Anim. Ecol. 47:593-604.
- Huffaker, C. B. (1958) Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. Hilgardia 27:343-383.
- 井上弘 (1985) ヨコヅナサシガメの捕食生態と野外個体群動態に関する研究. 京都大学農学部学位論文.
- Inoue, T. and T. Matsuura (1983) Foraging strategy of a mantid, Paratenodera angustipennis S.: mechanisms of switching tactics between ambush and active search. Oecologia 56:264-271.
- Inoue, T, S. Salmah, I. Abbas and E. Yusuf (1985) Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. Res. Popul. Ecol. 27:373-392.
- Inouye, D. W. (1978) Resource partitioning in bumble bees: experimental studies of foraging behavior. Ecology 59:672-678.
- 一色周知 監修 (1969) 原色日本蛾類幼虫図鑑 (下). 保育社, 大阪.
- Itino, T. (1986) Comparison of life tables between the solitary eumenid wasp Anterhynchium flavomarginatum and the subsocial eumenid wasp Orancistrocerus drewseni to evaluate the adaptive significance of maternal care. Res. Popul.

- Ecol. 28:185-199.
- 市野隆雄 (1986) ドロバチ類の生態. 自然学研究 1:85-94.
- Itino, T. (1988) The spatial patterns of parasitism of eumenid wasps, Anterhynchium flavomarginatum and Orancistrocerus drewseni by the miltogrammine fly Amobia distorta. Res. Popul. Ecol. 30:1-12.
- Itino, T. (1992) Differential diet breadths and species coexistence in leafroller-hunting eumenid wasps. Res. Popul. Ecol. 34. (in press)
- Itô, Y. (1980) Comparative Ecology. (J. Kikkawa ed.) Cambridge University Press, Cambridge, Mass.
- 伊藤嘉昭 (1986) 狩りバチの社会進化. 東海大学出版会, 東京.
- 伊藤嘉昭 (1990) 大発生しない虫——草を食うテントウムシ類の分散と産卵抑制——. In: 動物たちの生き残り戦略. (伊藤嘉昭・藤崎憲治・斎藤隆著) pp. 179-218. 日本放送出版協会, 東京.
- Itô, Y. and K. Miyashita (1968) Biology of Hyphantria cunea Drury in Japan. V. Preliminary life tables and mortality data in urban areas. Res. Popul. Ecol. 10:177-209.
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol. 10:1-20.
- Iwao, S. (1971) Dynamics of numbers of a phytophagous ladybeetle, Epilachna vigintioctomaculata, living in patchily distributed habitats. In: Dynamics of populations. Proceedings of the advanced study institute on 'Dynamics of numbers in populations'. Oosterbeek, the Netherlands, September 1970 (P. J. Den Boer and G. R. Gradwell eds.), pp. 129-147. Pudoc.
- 巖俊一 (1981) 個体群の時間的・空間的動態. 昆虫学最近の進歩. (石井象二郎 編集) pp. 186-205. 東京大学出版会, 東京.
- Iwao, S. and E. Kuno (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological population. In: Statistical Ecology I. (G. P. Patil, E. C. Pielou and W. E. Waters eds.) pp. 461-513. Pennsylvania State University Press, University Park.
- Iwata, K. (1938a) Habits of four species of Odynerus (Ancistrocerus) in Japan. Tenthredo 2:19-32.
- Iwata, K. (1938b) Habits of eight species of Eumenidae (Rhynchium, Lionotus, and Symmorphus) in Japan. Mushi, Fukuoka 11:110-132.
- 岩田久二雄 (1939) ルリジガバチの習性. むし 12:92-101.
- 岩田久二雄 (1940) 蜂の部落の凋落. あきつ 2:170-174.
- Iwata, K. (1942) Comparative studies on the habits of solitary wasps. Tenthredo 4:1-146.
- 岩田久二雄 (1963) 日本産狩獵蜂の獲物の新記録と再明記. 昆虫 31:194-197.
- Iwata, K. (1964) Ethological notes on four Japanese species of Pison (Hym. Sphecidae). Mushi 38:1-6.
- 岩田久二雄 (1971) 本能の進化——蜂の比較習性学的研究. 真野書店, 大和, 神奈川. (英訳: Iwata, K. (1976) Evolution of Instinct --- Comparative Ethology of Hymenoptera. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.)

- 岩田久二雄 (1975) 自然観察者の手記――昆虫とともに五十年――。
朝日新聞社, 東京。
- 岩田久二雄 (1978a) 昆虫を見つめて五十年 (I)。朝日新聞社, 東京。
- 岩田久二雄 (1978b) 昆虫を見つめて五十年 (II)。朝日新聞社, 東京。
- 岩田久二雄 (1979) 昆虫を見つめて五十年 (III)。朝日新聞社, 東京。
- 岩田久二雄 (1980) 昆虫を見つめて五十年 (IV)。朝日新聞社, 東京。
- 岩田久二雄 (1983) 新・昆虫記。朝日新聞社, 東京。
- Jennings, D. T. and M. W. Houseweart (1984) Predation by eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae) on spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and other lepidopterous larva in spruce-fir forests of Maine. Ann. Entomol. Soc. Am. 77:39-45.
- Jones, R. E. (1987) Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly Pieris rapae. J. Anim. Ecol. 56:739-749.
- Jones, R. E., V. G. Nealis, P. M. Ives and E. Scheermeyer (1987) Seasonal and spatial variation in juvenile survival of the cabbage butterfly Pieris rapae: evidence for patchy density-dependence. J. Anim. Ecol. 56:723-737.
- Kareiva, P. (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. (R. F. Denno and M. S. McClure eds.) pp. 259-289. Academic Press, New York.
- Kareiva, P. (1986) Patchiness, dispersal, and species interactions: consequences for communities of herbivorous insects. In: Community Ecology. (J. Diamond and T. J. Case eds.), pp. 192-208. Harper & Row, New York.
- Kasuya, E. (1982) Central place water collection in a Japanese paper wasp, Polistes chinensis antennalis. Anim. Behav. 30:1010-1014.
- 加藤真 (1986) 潜葉虫とそれをめぐる寄生蜂群集の生態学的研究――スイカズラハモグリバエの野外個体群を中心にして――。京都大学農学部博士論文。
- Kershaw, K. A. (1973) Quantitative and Dynamic Plant Ecology. 2nd ed. Edward Arnold, London.
- Kifune, T. and Y. Maeta (1978) A new Pseudoxenos (Strepsiptera: Stylopidae) parasitic on Stenodynerus (Hymenoptera: Vespidae) from Japan. Kontyu 46:416-428.
- 桐谷圭二 (1981) 捕食性天敵の利用――今後の展望――。植物防疫。35:372-376。
- 桐谷圭二・中筋房夫 (1973) 生物的防除――寄生・捕食――。In: 総合防除。(深谷・桐谷編) pp. 123-162. 講談社, 東京。
- 岸本良一 (1965) トビイロウンカにおける多型現象とそれが個体群増殖の過程で果たす役割。四国農試報告 13:1-106。
- Klahn, J. (1988) Intraspecific comb usurpation in the social wasp Polistes fuscatus. Behav. Ecol. Sociobiol. 23:1-8.
- Klomp, H. (1966) The dynamics of a field population of the pine looper, Bupalus piniarius L. Adv. Ecol. Res. 3:207-305.
- Kluijver, H. N. and L. Tinbergen (1953) Territory and the regulation of density in titmice. Arch. Neerl. Zool. 10:265-289.
- Krebs, C. J. (1985) Ecology: The Experimental Analysis of

- Distribution and Abundance, Third Edition. Harper & Row, Publishers, New York.
- Krebs, J. R. (1971) Territorial and breeding density in the great tit, Parus major L. Ecology 52:2-22.
- Krebs, J. R. (1974) Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (Ardea herodias). Behaviour 51:99-134.
- Krebs, J. R. (1982) Territorial defence in the great tit, Parus major: do residents always win? Behav. Ecol. Sociobiol. 11:185-194.
- Krebs, J. R. and N. B. Davies (1987) An Introduction to Behavioural Ecology, second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, J. R., J. C. Ryan and E. L. Charnov (1974) Hunting by expectation or optimal foraging? A study fo patch use by chickadees. Anim. Behav. 22:953-964.
- Krombein, K. V. (1967) Trap-nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests, and Associates. Smithsonian Press, Washington D.C.
- Kurahashi, H. (1973) Four sarcophagid flies reared from the nest of wasps and bees. New Entomol. 22:47-49.
- Kuno, E. (1973) Statistical characteristics of the density-independent population fluctuation and the evaluation of density-dependence and regulation in animal populations. Res. Popul. Ecol. 15:99-120.
- Kuno, E. (1981) Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: a theoretical note. Oecologia 49:123-126.
- Kuno, E. (1987) Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural population systems. Adv. Ecol. Res. 16:249-337.
- Kuno, E. and N. Hokyo (1970) Comparative analysis of the population dynamics of rice leafhoppers, Nephotettix cincticeps Uhler and Nilaparvata lugens Stal, with special reference to natural regulation of their numbers. Res. Popul. Ecol. 12:154-184.
- Lack, D. (1954) The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford University Press, Oxford.
- Lack, D. (1968) Population Studies of Birds. Oxford University Press, Oxford.
- La Rivers, I. (1945) The wasp Chlorion laeviventris as a natural control of the mormon cricket (Sphecidae; Hymenoptera: Tettigoniidae; Orthoptera). Amer. Midl. Nat. 33:743-763.
- Larsson, F. K. (1986) Increased nest density of the digger wasp Bembix rostrata as a response to parasites and predators (Hymenoptera: Sphecidae). Enomol. Gen. 12:71-75.
- Lawson, F. R., R. L. Rabb, F. E. Guthrie and T. G. Bowery (1961) Studies of an integrated control system for hornworms on tobacco. J. Econ. Entomol. 54:93-97.
- Lawton, J. H. (1986) The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. In: Insect Parasitoids. (J. Waage and D. Greathead eds.) pp. 265-289. Academic Press, London.
- Lawton, J. H. and M. P. Hassell (1984) Interspecific competition

- in insects, In: Ecological Entomology. (C. B. Juffaker and R. L. Rabb eds.) pp. 451-495. John Wiley, New York.
- Lawton, J. H. and D. R. Strong (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat. 118:317-338.
- Lee, T. S. (1984) Using vespid wasps to control injurious caterpillars in cotton fields. In: Proc. Chin. Acad. Sci.-U.S. Nat. Acad. Sci. Joint Symp. Biol. Control Ins., Beijing. pp. 368-372.
- Lessells, C. M. (1985) Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent? J. Anim. Ecol. 54:27-41.
- Levin, S. A. (1974) Dispersion and population interactions. Am. Nat. 108:207-228.
- Levin, S. A. (1976) Population dynamic models in heterogeneous environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:287-310.
- Lin, N. (1964) Increased parasite pressure as a major factor in the evolution of social behavior in halictine bees. Insectes Sociaux 11:187-192.
- Lin, N. and C. D. Michener (1972) Evolution and selection in social insects. Quart. Rev. Biol. 47:131-159.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- 榎田長 (1937) フタスダスズバチ (Discoelius japonicus Perez) の生態. むし 9:81-107.
- 榎田長 (1939) Pison iwatai Yasumatsu の生態. むし 12:114-146.
- 松田裕之 (1989) 捕食者-被食者系の相互作用と共進化理論. 個体群生態学会会報 No. 45:3-10.
- May, R. M. (1978) Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. J. Anim. Ecol. 47:833-843.
- May, R. M. (1986) When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology. Proc. R. Soc. London Ser. B 228:241-266.
- May, R. M. and M. P. Hassell (1981) The dynamics of multiparasitoid-host interactions. Am. Nat. 117:234-261.
- May, R. M. and M. P. Hassell (1989) Parasitoid theory: against manichaeism. Trends in Ecology and Evolution 4:20-21.
- Maynard Smith, J. (1974) Models in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. (1977) Parental investment--- a prospective analysis. Anim. Behav. 25:1-9.
- Maynard Smith, J. (1982) Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. and G. R. Price (1973) The logic of animal conflict. Nature 246:15-18.
- Menge, B. A. and J. P. Sutherland (1976) Species diversity gradients: synthesis of the predation, competition and temporal heterogeneity. Am. Nat. 110:351-369.
- Menge, B. A. and J. P. Sutherland (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. Am. Nat. 130:730-757.
- Mesnil, L. P. and H. Shima (1977) A new genus and species of the Japanese Tachinidae (Diptera) reared from the nest of a

- solitary wasp Symmorphus sp. (Hymenoptera, Vespidae). Kontyu 45:36-42.
- Messier, F., J. A. Virgl and L. Marinelli (1990) Density-dependent habitat selection in muskrats: a test of the ideal free distribution model. Oecologia 84:380-385.
- Michener, C. D. (1958) The evolution of social behavior in bees. Proc. X Internat. Congr. Entomol., Montreal 2:441-448.
- Michener, C. D. (1969) Comparative social behavior of bees. Ann. Rev. Entomol. 14:299-342.
- Michener, C. D. (1985) From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? In: Experimental Behavioral Ecology and Sociology. (B. Holldobler and M. Lindauer eds.) pp. 293-305. G. Fischer, Stuttgart.
- Michener, C. D. (1974) The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Michener, C. D. (1985) From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? In: Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology. (B. Holldobler and M. Lindauer eds.) pp. 293-306. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Michener, C. D., R. B. Lange, J. J. Bigarella and R. Salamuni (1958) Factors influencing the distribution of bees' nest in earth banks. Ecology 39:207-217.
- Millinski, M. (1979) An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. Z. Teirpsychol. 51:36-40.
- 宮本セツ (1959) 花蜂以外の蜂類の訪花について. 生態昆虫 8:31-45.
- Miyamoto, S. (1960) Observations on the behavior of Bombus diversus Smith (Biological studies on Japanese bees, XIII). Insectes Sociaux 7:39-56.
- 守本陸也 (1960) アシナガバチ類についての応用昆虫学的研究. I. 九大農芸誌 18:109-116.
- 森下正明 (1950) ヒメアメンボの棲息密度と移動——動物集団についての観察と考察——. 京大生理生態学研究業績 No.65:1-149.
- 森下正明 (1952) 棲息場所選択と環境の評価 アリジゴクの棲息密度についての実験的研究(I). 生理生態 5:1-16.
- 森下正明 (1975) 生残曲線の発展段階. 個体群生態学会会報 No. 26/27:12-18.
- Morris, R. F. (1963) The dynamics of epidemic spruce budworm population. Mem. Ent. Soc. Can. 31:1-332.
- Morrison, G., W. J. Lewis and D. A. Nordlund (1980) Spatial differences in Heliothis zea egg density and the intensity of parasitism by Trichogramma spp.: an experimental analysis. Environ. Entomol. 9:79-85.
- Morrison, G. and D. R. Strong (1980) Spatial variations in host density and the intensity of parasitism: some empirical examples. Environ. Entomol. 9:149-152.
- Morrison, G. and D. R. Strong (1981) Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in a neotropical chrysomelid (Cephaloleia consanguinea). Ecol. Entomol. 6:55-61.
- Mountford, M. D. (1988) Population regulation, density dependence and heterogeneity. J. Anim. Ecol. 57:845-858.

- 村上陽三 (1981) 中国古代における生物的防除・植物防疫. 植物防疫. 35:542-544.
- Murdoch, W. W., J. Chesson and P. L. Chesson (1985) Biological control in theory and practice. Am. Nat. 125:344-386.
- Murdoch, W. W., J. D. Reeve, C. B. Huffaker and C. E. Kennett (1984) Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. Am. Nat. 123:371-392.
- Murdoch, W. W. and A. Stewart-Oaten (1989) Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. Am. Nat. 134:288-310.
- Murdoch, W. W. and S. J. Walde (1989) Analysis of insect population dynamics. In: Toward a More Exact Ecology. British Ecological Society Symposium (P. J. Grubb and J. B. Whittaker eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Myers, J. G. (1931) A Preliminary Report on an Investigation into the Biological Control of West Indian Insect Pests. His Majesty's Stationery Office, London.
- Nachman, G. (1987a) Systems analysis of acarine predator-prey interactions. I. A stochastic simulation model of spatial processes. J. Anim. Ecol. 56:247-265.
- Nachman, G. (1987b) Systems analysis of acarine predator-prey interactions. II. The role of spatial processes in system stability. J. Anim. Ecol. 56:267-281.
- Nakamura, K. and T. Ohgushi (1981) Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, Henosepilachna pustulosa (Kono) in a cool temperate climax forest. II. Life tables, key-factor analysis, and detection of regulatory mechanisms. Res. Popul. Ecol. 23:210-231.
- Nakasuji, F., H. Yamanaka and K. Kiritani (1976) Predation of larvae of the tobacco cutworm Spodoptera litura (Lepidoptera, Noctuidae) by Polistes wasps. Kontyu 44:205-213.
- 南部敏明 (1966) 日本産ジガバチモドキ類 (Trypoxylon spp.) の習性およびその天敵について (I). 生物研究 10:25-34.
- 南部敏明 (1967) 日本産ジガバチモドキ類 (Trypoxylon spp.) の習性およびその天敵について (II). 生物研究 11:6-14.
- Newton, I. (1980) The role of food in limiting bird numbers. Ardea 68:11-30.
- Nicholson, A. J. and V. A. Bailey (1935) the balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 3:551-598.
- Nonacs, P. (1988) Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. Evolution 42:566-580.
- Ohgushi, T. (1986) Population dynamics of an herbivorous lady beetle, Henosepilachna niponica, in a seasonal environment. J. Anim. Ecol. 55:861-879.
- Ohgushi, T. and H. Sawada (1985) Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, Henosepilachna niponica. J. Anim. Ecol. 54:781-796.
- Ohsaki, N. (1979) Comparative population studies of three Pieris butterflies, P. rapae, P. melete and P. napi, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. Res. Popul. Ecol. 20:278-296.

- Ohsaki, N. (1980) Comparative population studies of three Pieris butterflies, P. rapae, P. melete and P. napi, living in the same area. II. Utilization of patchy habitats by adults through migratory and non-migratory movements. Res. Popul. Ecol. 22:163-183.
- Ohsaki, N. (1982) Comparative population studies of three Pieris butterflies, P. rapae, P. melete and P. napi, living in the same area. III. Difference in the annual generation numbers in relation to habitat selection by adults. Res. Popul. Ecol. 24:193-210.
- Onuf, C. P., J. M. Teal and I. Valiela (1977) Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. Ecology 58:514-526.
- Orians, G. H. (1980) Some Adaptations of Marsh-Nesting Blackbirds. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Orians, G. H. and N. E. Pearson (1979) On the theory of central place foraging. In: Analysis of Ecological Systems. (D. J. Horn, R. Mitchell and G. R. Stair eds.) pp. 155-177. Ohio State University Press, Columbus.
- 大沢直哉 (1991) ナミテントウ野外個体群の生態学的研究. 京都大学農学部学位論文.
- Pearson, D. L. and C. B. Knisley (1985) Evidence for food as a limiting resource in the life cycle of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). Oikos 45:161-168.
- Peckham, D. J. (1977) Reduction of miltogrammine cleptoparasitism by male Oxybelus subulatus (Hymenoptera: Sphecidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 70:823-828.
- Pfenning, D. W. and H. K. Reeve (1989) Neighbor recognition and context-dependent aggression in a solitary wasp, Sphecius speciosus (Hymenoptera: Sphecidae). Ethology 80:1-18.
- Pianka, E. R. (1970) On r- and K-selection. Amer. Natur. 104: 592-597.
- Pleasants, J. M. (1981) Bumblebee response to variation in nectar availability. Ecology 62:1648-1661.
- Podler, H. and D. Rogers (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol. 44:85-114.
- Price, P. W. (1975) Reproductive strategies of parasitoids. In: Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites. (P. W. Price ed.) pp. 87-111. Plenum Press, New York.
- Price, P. W., N. Cobb, T. P. Craig, G. Wilson Fernandes, J. K. Itami, S. Mopper and R. W. Preszler (1990) Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs: new approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. In: Insect-plant Interactions vol. II. (E. A. Bernays ed.) pp. 1-38. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Pulliam, H. R., G. H. Pyke and T. Caraco (1982) The scanning behavior of juncos: a game-theoretical approach. J. theor. Biol. 95:89-103.
- Pyke, G. H. (1979) Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences. Anim. Behav. 27:1167-1181.

- Rabb, R. L. and F. R. Lawson (1957) Predation of Polistes wasps on tobacco hornworm. J. Econ. Entomol. 50:778-784.
- Reeve, J. D. (1988) Environmental variability, migration and persistence in host-parasitoid systems. Am. Nat. 132:810-838.
- Reeve, J. D. and W. W. Murdoch (1985) Aggregation by parasitoids in the successful control of the California red scale: a test of theory. J. Anim. Ecol. 54:797-816.
- Reeve, J. D. and W. W. Murdoch (1986) Biological control by the parasitoid Aphytis melinus, and population stability of the California red scale. J. Anim. Ecol. 55:1069-1082.
- Richards, K. W. (1978) Nest site selection by bumble bees (Hymenoptera: Apoidea) in southern Alberta. Can. Entomol. 110:301-318.
- Richards, O. W. (1962) A Revisional Study of the Masarid Wasps (Hymenoptera, Vespoidea). British Museum (NH), London.
- Rissing, S. W., G. B. Pollock, M. R. Higgins, R. H. Hagen and D. R. Smith (1989) Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. Nature 338:420-422.
- Roff, D. A. (1974a) Spatial heterogeneity and persistence of populations. Oecologia 15:245-258.
- Roff, D. A. (1974b) The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia 15:259-275.
- Roff, D. A. (1975) Population stability and the evolution of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia 19:217-237.
- Roff, D. A. (1980) Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups and downs' of clinal variation. Oecologia 45:202-208.
- Roff, D. A. (1983) Phenological adaptation in a seasonal environment: a theoretical perspective. In: Diapause and Life Cycle Strategies in Insects. (V. K. Brown and I. Hodek eds.) pp. 253-270. Junk.
- Rogers, D. (1972) Random search and insect population models. J. Anim. Ecol. 41:369-383.
- Root, R. B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecol. Monogr. 43:95-124.
- Rosenheim, J. A. (1988) Parasite presence acts as a proximate cue in the nest-site selection process of the solitary digger wasp, Ammophila dysmica (Hymenoptera: Sphecidae). J. Insect Behav. 1:333-342.
- Rosenheim, J. A. (1989) Behaviorally-mediated spatial and temporal refuges from a cleptoparasite, Argochrysis armilla (Hymenoptera: Chrysididae), attacking a ground-nesting wasp, Ammophila dysmica (Hymenoptera: Sphecidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 25:335-348.
- Rosenheim, J. A. (1990) Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. Ann. Entomol. Soc. Am. 83:277-286.

- Rosenheim, J. A., T. Meade, I. G. Powch and S. E. Schoenig (1989) Aggregation by foraging insect parasitoids in response to local variations in host density: determining the dimensions of a host patch. J. Anim. Ecol. 58:101-117.
- Ross, K. G. (1983) Studies of the foraging and feeding behavior of yellowjacket foundresses, Vespula (Paravespula) (Hymenoptera: Vespidae), in the laboratory. Ann. Entomol. Soc. Am. 76:903-912.
- Roughgarden, J. (1971) Density dependent natural selection. Ecology 52:453-468.
- Roughgarden, J. (1979) Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. Macmillan, New York.
- Roughgarden, J. (1983) The theory of coevolution. In: Coevolution. (D. J. Futuyma and M. Slatkin eds.) pp. 33-64. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Royama, T. (1968) Factors governing feeding rate, food requirement and brood-size of nestling Great Tits Parus major. Ibis 108:313-347.
- Royama, T. (1970) Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (Parus major L.). J. Anim. Ecol. 39:619-668.
- Royama, T. (1971) A comparative study of models for predation and parasitism. Res. Popul. Ecol. Suppl. 1:1-91.
- Royama, T. (1977) Population persistence and density dependence. Ecol. Monogr. 47:1-35.
- Royama, T. (1984) Population dynamics of the spruce budworm Choristoneura fumiferana. Ecol. Monogr. 54:429-462.
- 斎藤哲夫・松本義明・平嶋義宏・久野英二・中島敏夫 (1986) 新応用昆虫学. 朝倉書店, 東京.
- Sakagami, S. F. and Y. Maeta (1977) Some presumably presocial habits of Japanese Ceratina bees, with notes on various social types in Hymenoptera. Insectes Sociaux 24:319-343.
- Sakagami, S. F. and Y. Maeta (1982) Further experiments on the artificial induction of multifemale associations in the principally solitary bee genus Ceratina. In: The Biology of Social Insects, Proc. 9th Congr., Internat. Union Study Soc. Insects. (M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans eds.) pp. 171-174. Westview Press, Boulder, Colo.
- Seger, J. (1983) Partial bivoltinism may cause alternating sex-ratio biases that favour eusociality. Nature 301:59-62.
- Shigesada, N., K. Kawasaki and E. Teramoto (1979) Spatial segregation of interacting species. J. theor. Biol. 79:83-99.
- Shoener, T. W. (1986) Patterns in terrestrial vertebrate versus arthropod communities: do systematic differences in regularity exist? In: Community Ecology. (J. Diamond and T. J. Case eds.) pp. 556-586. Harper & Row, New York.
- Shoener, T. W. (1989) Food webs from the small to the large. Ecology 70:1559-1589.
- Sillen-Tullberg, B. and C. Solbreck (1990) Population dynamics of a seed feeding bug, Lygaeus equestris. 2. Temporal dynamics. Oikos 58:210-218.

- Slatkin, M. (1974) Competition and regional coexistence. Ecology 55:128-134.
- Slobodkin, L. B., F. E. Smith and N. G. Hairston (1967) Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. Am. Nat. 101:109-124.
- Smith, J. N. M. and H. P. Sweatman (1974) Food searching behavior of titmice in patchy environments. Ecology 55:1216-1232.
- Solbreck, C. and B. Sillen-Tullberg (1990) Population dynamics of a seed feeding bug, Lygaeus equestris. 1. Habitat patch structure and spatial dynamics. Oikos 58:199-209.
- Solomon, M. E. (1949) The natural control of animal populations. J. Anim. Ecol. 18:1-35.
- Solomon, M. E. (1964) Analysis of processes involved in the natural control of insects. Adv. Ecol. Res. 2:1-58.
- Solomon, M. E. (1976) Population Dynamics. 2nd Edn. Edward Arnold, London.
- 曾田貞滋 (1986) オサムシ亜属、ヤコンオサムシとオオクロナガオサムシの生活史戦略と個体群特性. 京都大学農学部学位論文.
- Southwood, T. R. E. (1975) The dynamics of insect populations. In: Insects, Science, and Society. (D. Pimentel ed.) pp. 151-199. Academic Press, New York.
- Southwood, T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? J. Anim. Ecol. 46:337-365.
- Southwood, T. R. E., M. P. Hassell, P. M. Reader and D. J. Rogers (1989) Population dynamics of the viburnum whitefly (Aleurotrachelus jelinekii). J. Anim. Ecol. 58:921-942.
- Southwood, T. R. E., R. M. May, M. P. Hassell and G. K. Conway (1974) Ecological strategies and population parameters. Am. Nat. 108:791-804.
- Szary, P. and M. Rejmanek (1981) Number of parasitoids per host in different systematic groups of aphids: the implications for introduction strategy in biological control (Homoptera: Aphidoidea; Hymenoptera: Aphididae). Entomologica Scandinavica 15(suppl.):341-351.
- Stephens, D. W. and J. R. Krebs (1986) Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Steward, V. B., K. G. Smith and F. M. Stephen (1988) Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. Ecol. Entomol. 13:81-86.
- Stewart-Oaten, A. and W. W. Murdoch (1990) Temporal consequences of spatial density dependence. J. Anim. Ecol. 59:1027-1045.
- Stiling, P. D. (1985) An Introduction to Insect Pests and their Control. Macmillan Publishers, London.
- Stiling, P. D. (1987) The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. Ecology 68:844-856.
- Stiling, P. D. (1988) Density-dependent processes and key factors in insect populations. J. Anim. Ecol. 57:581-594.
- Stiling, P. D. and D. R. Strong (1982) Egg density and the intensity of parasitism in Prokelisia marginata (Homoptera: Delphacidae). Ecology 63:1630-1635.
- Strong, D. R. (1984a) Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. In: Ecological Communities: Conceptual

- Issues and the Evidence. (D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds.) pp. 28-41. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Strong, D. R. (1984b) Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. In: A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. (P. W. Price, C. N. Slobodchikoff and W. S. Gaud eds.) pp.313-327. Wiley, New York.
- Strong, D. R. (1986) Density-vague population change. Trends in Ecology and Evolution 1:39-42.
- Strong, D. R. (1989) Density independence in space and inconsistent temporal relationships for host mortality caused by a fairyfly parasitoid. J. Anim. Ecol. 58:1065-1076.
- Strong, D. R., J. H. Lawton and T. R. E. Southwood (1984) Insects on Plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Stubbs, M. (1977) Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in K- and r-strategies. J. Anim. Ecol. 46:677-688.
- Suzuki, T. (1978) Area, efficiency and time of foraging in Polistes chinensis antennalis Perez (Hymenoptera, Vespidae). Jap. J. Ecol. 28:179-189.
- Taffe, C. A. (1979) The ecology of two West Indian species of mud-wasps (Eumenidae: Hymenoptera). Biological Journal of Linnean Society 11:1-7.
- Taffe, C. A. and K. Ittyeipe (1976) Effects of nest substrata on the mortality of Eumenes colona Saussure (Hymenoptera) and itsinquilines. J. Anim. Ecol. 45:303-311.
- Takafuji, A. (1977) The effect of the rate of successful dispersal of a phytoseiid mite, Phytoseiulus persimilis Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae) on the persistence in the interactive system between the predator and its prey. Res. Popul. Ecol. 18:210-222.
- Takafuji, A., Y. Tsuda and T. Miki (1983) System behaviour in predator-prey interaction, with special reference to Acarine predator-prey system. Res. Popul. Ecol. Suppl. 3:75-92.
- Takahashi, F. (1984) Reproduction curve with two equilibrium points: a consideration on the fluctuation of insect population. Res. Popul. Ecol. 6:28-36.
- Taylor, L. R. (1965) A natural law for the spatial disposition of insects. Proc. XII Int. Congr. Entomol. pp. 396-397.
- Tepedino, V. J., L. L. McDonald and R. Rothwell (1979) Defense against parasitization in mud-nesting Hymenoptera: can empty cells increase net reproductive output? Behav. Ecol. Sociobiol. 6:99-104.
- Thorp, R. W. (1969) Ecology and behavior of Anthophora edwardsii (Hymenoptera: Anthophoridae). Am. Midl. Nat. 82:321-337.
- Tinbergen, L. (1960) The natural control of insects in pinewoods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Archs neerl. Zool. 13:265-336.
- Toft, C. A. (1987) Population structure and survival in a solitary wasp (Microbembex cubana: Hymenoptera, Sphecidae,

- Nyssoninae). Oecologia 73:338-350.
- Tsubaki, Y. and T. Ono (1987) Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, Nannophya pygmaea Rambur (Odonata: Libellulidae). Anim. Behav. 35:518-525.
- 常木勝次 (1958) 本邦産シガバチモドキ類の分類並びにその生態に関する諸問題. 生態昆虫 5:119-128.
- Tsuneki, K. (1956) Ethological studies on Bembix niponica Smith, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest (Hymenoptera, Sphecidae). I. Biological Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ., Ser. II, Nat. Sci. 6:77-172.
- Tsuneki, K. (1957) Ethological studies on Bembix niponica Smith, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest (Hymenoptera, Sphecidae). II. Experimental Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ., Ser. II, Nat. Sci. 7:1-116.
- Tsuneki, K. (1958) Ethological studies on Bembix niponica Smith, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest (Hymenoptera, Sphecidae). III. Conclusive Part. Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ., Ser. II, Nat. Sci. 8:1-78.
- Tsuneki, K. (1961) Colour vision and figure discriminating capacity of the solitary diplopterous wasp, Odynerus frauenfeldi Saussure. Mem. Fac. Lib. Arts Fukui Univ. Ser. II. Nat. Sci. 11:1-72.
- Tsuneki, K. (1963) Comparative studies on the nesting biology of the genus Spheg (s.l.) in east Asia (Hymenoptera, Sphecidae). Mem. Fac. Lib. Art. Fukui Univ. Ser. II. Nat. Sci. 13:13-78.
- 常木勝次 (1969) チビドロバチの営巣活動. 生物研究, 福井 13:1-12.
- Tsuneki, K. (1970) Gleanings on the bionomics of the East-Asiatic non-social wasps (Hymenoptera) 7. On some species of diplopterous wasps with the description of a new species. Etizenia, Fukui 46:1-25.
- 常木勝次 (1973) 蜂類研究手引 (31) シガバチモドキ属. 生物研究, 福井 17:31-38.
- Trexler, J. C. (1985) Density-dependent parasitism by a eulophid parasitoid: tests of an intragenerational hypothesis. Oikos 44:415-422.
- Van Emden, H. F. (1974) Pest Control and its Ecology. Edward Arnold, London.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell and M. P. Hassell (1973) Insect Population Ecology: an Analytical Approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Vecht, J. van der (1963) Studies on Indo-Australian and East-Asiatic Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). Zool. Verh., Leiden 60:1-116.
- Velthuis, H. H. W. (1987) The evolution of sociality: ultimate and proximate factors leading to primitive social behaviour in carpenter bees. Exper. Suppl. 54:405-430.
- Village, A. (1982) The home range and density of kestrels in relation to vole abundance. J. Anim. Ecol. 51:413-428.

- Village, A. (1983) The role of nest-site availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrels. J. Anim. Ecol. 52:635-645.
- Walde, S. J. and W. W. Murdoch (1988) Spatial density dependence in parasitoids. Ann. Rev. Entomol. 33:441-466.
- Watson, A. and R. Moss (1970) Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to vertebrates. In: Animal Population in Relation to Food Resources. (A. Watson ed.) pp. 167-220. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wcislo, W. T. (1984) Gregarious nesting of a digger wasp as a "selfish herd" response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 15:157-160.
- Wcislo, W. T. (1989) Behavioral environments and evolutionary change. Annu. Rev. Ecol. Syst. 20:137-169.
- Wcislo, W. T., B. S. Low and C. J. Karr (1985) Parasite pressure and repeated burrow use by different individuals of Crabro (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). Sociobiology 11:115-125.
- Webb, J. W. and V. C. Moran (1978) The influence of the host plant on the population dynamics of Acizzia russellae Homoptera: Psyllidae). Ecol. Entomol. 3:313-321.
- West-Eberhard, M. J. (1978) Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. J. Kans. ent. Soc. 51:832-856.
- West-Eberhard, M. J. (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 20:249-278.
- Whitham, T. G. (1978) Habitat selection by Pemphigus aphids in response to resource limitation and competition. Ecology 59:1164-1176.
- Whitham, T. G. (1979) Territorial behavior of Pemphigus gall aphids. Nature 279:324-325.
- Whitham, T. G. (1980) The theory of habitat selection examined and extended using Pemphigus aphids. Amer. Natur. 115:449-466.
- Wiens, J. A. (1976) Population responses to patchy environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:81-120.
- Wiens, J. A. (1977) On competition and variable environments. Am. Sci. 65:590-597.
- Wilson, E. O. (1971) The Insect Societies. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Wise, D. H. (1975) Food limitation of the spider Linyphia marginata: experimental field studies. Ecology 56:637-646.
- Wise, D. H. (1981) Intra- and interspecific effects of density manipulations upon females of two orb-weaving spiders (Araneae: Araneidae). Oecologia 48:252-256.
- Yamada, Y. (1987) Factors determining the rate of parasitism by a parasitoid with a low fecundity, Chrysis shanghaiensis (Hymenoptera: Chrysididae). J. Anim. Ecol. 56:1029-1042.
- 山田佳広 (1990) イラガの天敵としてのイラガイツツバセイボウの役割とその生態特性. 京都大学農学部学位論文.
- 山本大二郎 (1959) 青色のハチ ルリシガバチの生活. 日本昆虫記 1:7-76.

- Yamane, Sk. (1979) Notes on eumenid wasps from Japan and its adjacent regions (Hymenoptera: Vespidae). 3. New Entomol., Ueda 28:8-12.
- Yamane, Sk. (1981) Notes on eumenid wasps from Japan and its adjacent regions (Hymenoptera: Vespidae). 5. Trans. Shikoku Entomol. Soc. 15:221-225.
- 山根正氣 (1982) 日本及び近隣産ドロバチ科の知見 (IV). New Entomol., Ueda 31:9-14
- Yamane, Sk. (1990) A revision of the Japanese Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). Insecta Matsumurana new series 43:1-189.
- Yanega, D. (1988) Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85:4374-4377.
- Yanega, D. (1990) Philopatry and nest founding in a primitively social bee, Halictus rubicundus. Behav. Ecol. Sociobiol. 27:37-42.
- 安松京三・朝比奈正二郎・石原保 (1965) 原色昆虫大図鑑第3巻, 北隆館, 東京.
- Zeigler, B. P. (1977) Persistence and patchiness of predator-prey systems induced by discrete event population exchange mechanisms. J. theor. Biol. 67:677-686.
- Zwölfer, H. (1971) The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. In: Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations'. (P. J. den Boer and G. R. Gradwell eds.) pp. 405-416. Oosterbeek, The Netherlands.

付録 1 生命表を作成した9種のカリバチの生活様式の概略

第3章において生命表を作成した9種のカリバチについて、従来記録されている寄生者の種名をあげ、特に寄生回避のためとみられる諸行動に触れる。またオオカバフ、オオフタオビ、カバフを除いた6種についてはかれらの生活様式の概略についても述べる。いずれの種も竹筒内部などの中空部分に営巣する借坑性カリバチであるという点は共通であり、またオオカバフ、カバフ以外の7種は、基本的には単独性と考えられるが、フタスジスズバチについては雌成虫と幼虫が出会うことがまれに認められている(岩田, 1975)。なお、本調査地における各種カリバチの竹筒の直径別の営巣頻度については表1-1を、またかれらの活動時期については表2-1をそれぞれ参照されたい。

A. オオカバフスジドロバチ Orancistrocerus drewseni (Eumenidae)

雌成虫の体長は12.5~16.5 mmである(Yamane, 1990)。亜社会性であり、育児室は1-4個、育児室の間には空室を設けることは少ないが、入口近くに数個の空室を必ず作る。寄生者として、スズバチネジレバネ Pseudoxenos iwatai (Strepsiptera, Stylopidae) (Iwata, 1938a; 岩田, 1983)が、捕食寄生者としては、ツリアブ科の一種 Anthrax sp. (Diptera, Bombyliidae)、ドロバチヤドリニクバエ Amobia distorta (Diptera, Sarcophagidae)、ノミバエ科の一種 Megaselia sp. (Diptera, Phoridae)、キアシオナガトガリヒメバチ Acroricnus ambulator (Hymenoptera, Ichneumonidae)、セイボウ科の一種 (Hymenoptera, Chrysididae)、およびムモンオオハナノミ Macrosiagon nasutum (Coleoptera, Rhipiphoridae)が、それぞれ記録されている(Iwata, 1938a, Itino, 1986)。

B. オオフタオビドロバチ Anterhynchium flavomarginatum (Eumenidae)

雌成虫の体長は12.5~17.0 mmである(Yamane, 1990)。育児室は1-5

個、育児室の間、および入口近くに数個の空室を作る。育児室、空室ともに必要以上に大きいことが普通で、空間を無駄に利用する傾向がある。寄生者として、スズバチネジレバネ Pseudoxenos iwatai (Strepsiptera, Stylopidae) (Iwata, 1938b)が、捕食寄生者としては、ドロバチヤドリニクバエ Amobia distorta (Diptera, Sarcophagidae)、ノミバエ科の一種 Megaselia sp. (Diptera, Phoridae)、キアシオナガトガリヒメバチ Acroricnus ambulator (Hymenoptera, Ichneumonidae)、ヒメバチ科の一種 Nematopodius sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae)、ヒメコバチ科の一種 Melittobia acasta (Hymenoptera, Eulophidae)、リンネセイボウ Chrysis ignita (Hymenoptera, Chrysididae)、およびムモンオオハナノミ Macrosiagon nasutum (Coleoptera, Rhipiphoridae)が、それぞれ記録されている (Iwata, 1938b; Tsuneki, 1970; Itino, 1986; Yamane, 1990)。

C. カバフスジドロバチ Pararrhynchium ornatum (Eumenidae)

雌成虫の体長は12.0~14.0 mmである (Yamane, 1990)。育児室は3-8個、竹筒の奥から順に無駄なく育児室を直列し、入口近くに1個の空室を作る。捕食寄生者としては、ツリアブ科の一種 Anthrax sp. (Diptera, Bombyliidae)、ドロバチヤドリニクバエ Amobia distorta (Diptera, Sarcophagidae)、アシブトコバチ科の一種 (Hymenoptera, Chalcididae)、およびムモンオオハナノミ Macrosiagon nasutum (Coleoptera, Rhipiphoridae)が、それぞれ記録されている (Iwata, 1938a; 岩田, 1975)。

D. チビドロバチ Stenodynerus frauenfeldi (Eumenidae)

雌成虫の体長は7.0~8.5 mmである (Yamane, 1990)。その生活様式、習性についてはIwata (1938b)、岩田 (1963, 1980)、Tsuneki (1961)、および常木 (1969)に詳しい。育児室に産卵後、潜葉性の小蛾類 (ハモグリガ科、キバガ科、ホソガ科)の幼虫を13~76個体貯蔵し、泥で隔壁を封じる。1本の竹筒には1~3の育児室を設け、育児室の間、および入口近くに2-6個の空室を作る。オオフタオビと同様巢内の空間利用の

しかたは無駄が多い。寄生者としてはチビネジレバネ Pseudoxenos minor (Strepsiptera, Stylopidae) (Kifune & Maeta, 1978)が、捕食寄生者としては、ノミバエ科の一種 (Diptera, Phoridae)、ドロバチヤドリニクバエ Amobia distorta (Diptera, Sarcophagidae)、およびツマムラサキセイボウ Chrysis viridula (Hymenoptera, Chrysididae)がそれぞれ記録されている (Iwata, 1938b; Kurahashi, 1973)。

E. ヤマトハムシドロバチ Symmorphus decens (Eumenidae)

雌成虫の体長は7.0~9.5 mmである (Yamane, 1990)。Iwata (1938b) および岩田 (1978b)によれば、本種は体長5-8mmのフジハムシの幼虫を各育児室に5-8個体貯蔵し、泥で隔壁を封じる。日本でよく営巣の见られるのは農家の麦藁ぶきの屋根の庇の麦藁の切口中で、1本の麦藁には1-4の育児室しか設けず、育児室間および筒口付近に3-7個の空室を設ける。捕食寄生者としては、ハムシドロバチヤドリバエ Symmorphomyia katayamai (Diptera, Tachinidae)、およびナミハセイボウ Chrysis japonica (Hymenoptera, Chrysididae) (Iwata, 1938b; 岩田, 1978b; Mesnil & Shima, 1977)が記録されている。

F. フタスジスズバチ Discoelius japonicus (Eumenidae)

雌成虫の体長は12.0~15.0 mmである (Yamane, 1990)。日本における本種の生活様式は、榊田 (1937)、Tsuneki (1970)、および岩田 (1975)に詳しい。本種は、本研究で扱ったドロバチ科の中で唯一フタスジスズバチ亜科に属しており、植物の葉を噛みつぶして自分の唾液とまぜあわせ練り上げた可塑性材料を隔壁の材料とする点が特色である。1本の竹筒には3~6の育児室が作られることが多く、育児室間、および入口付近に3-8個の空室を作る。1つの育児室には平均5.4個体の餌が貯蔵される。餌としてはハマキガ科、ホソハマキガ科などの幼虫が狩られる。捕食寄生者としては、ニクバエ科の一種 Amobia signata (Diptera, Sarcophagidae)、ツリアブ科の一種 (Diptera, Bombyliidae)、ヒメコバチ科の一種 Melittobia acasta (Hymenoptera, Eulophidae)、セイボウ科の一種 Chrysis zetterstedii (Hymenoptera, Chrysididae)、

ムツバセイボウ C. daphne (Hymenoptera, Chrysididae)、リンネセイボウ C. ignita (Hymenoptera, Chrysididae)、およびオオハナノミ科の一種 Macrosiagon sp. (Coleoptera, Rhipiphoridae)が、記録されている (桝田, 1937; Yamane, 1990)。

G. オオツヤクロジガバチ Pison strandi (Sphecidae, Trypoxylonini)

雌成虫の体長は約14.0 mmである (安松・朝比奈・石原, 1965)。本種はアナバチ科、ジガバチモドキ族に属する。その生活様式は、桝田 (1939)、Iwata (1964)、および岩田 (1978b)に詳しい。1本の竹筒には約10の育児室が作られ、1つの育児室には平均15.5個体のカニグモ科を中心とするクモ類が餌として貯蔵される。空室は入口付近に1個のみ設けられる。雌成虫はほとんど貯食を完了してから入口に近いクモに産卵する。本種の行動で特筆すべきは雄バチの見張り行動である。雄バチは雌の巣に入って、自分の栄養をとるために外出する以外は常に巣の入口で頭部を外にむけてその巣の所有者である雌以外の昆虫の侵入を阻止する。

H. ルリジガバチ Sceliphron japonicum (Sphecidae, Sceliphronini)

雌成虫の体長は18-20 mmである (安松・朝比奈・石原, 1965)。本種はアナバチ科、キゴシジガバチ族に属し、コガネグモ科やヒメグモ科を中心とするクモ類を狩る。その生活様式は、山本 (1959)および岩田 (1975)に詳しい。1本の竹筒には1-4の育児室 (ほとんど1育児室) が作られ、1つの育児室には3-64個体の餌が貯蔵される。空室は認められず、育児室は非常に大きくなるのが常である。雌成虫はある程度餌を貯食した後、クモの体の上に産卵する。捕食寄生者としては、ミドリセイボウ Chrysis lusca (Hymenoptera, Chrysididae)、フタオビオオハナノミ Macrosiagon bipunctatus (Coleoptera, Rhipiphoridae)が記録されている (岩田, 1939, 1975; 山本, 1959)

I. ジガバチモドキ属数種 Trypoxylon spp. (Sphecidae, Trypoxylonini)

本属は、アナバチ科、ジガバチモドキ族に属し、日本に33種が産する(平嶋監修, 1989)。種名を完成巣の内部の状態から判別することが困難なので、本研究においてはこれらをすべて一括して扱うことにした。ただし、岩田 (1975)によれば、西日本の低山地帯で細い竹筒をした場合、営巣が見られる本属のハチは、ほとんどがナミジガバチモドキ T. petiolatumで、それに少数のオオジガバチモドキ T. malaiseiが混じるのが普通であること、および本研究で営巣のみられた雌成虫はいずれも本属のハチとしては大型(体長12~14 mm)であったことから、本研究で得られた結果もおおむねこの2種についてのものと考えられる。本属の分類については常木 (1956, 1973)に、また生態については南部 (1966, 1967)にそれぞれ詳しい。雌成虫の体長は約13.0 mmである(安松・朝比奈・石原, 1965)。餌としては、ハエトリグモ科(ナミジガバチモドキ)、コガネグモ科(オオジガバチモドキ)などを中心とするクモ類を狩る。1本の竹筒には2-6の育児室が作られ、入口付近および育児室間に1-4個の空室を設ける。1つの育児室には平均5(ナミ)-8(オオ)個体の餌が貯蔵される。捕食寄生者としては、ドロバチヤドリニクバエ Amobia distorta (Diptera, Sarcophagidae) (ナミ、オオ)、ノミバエ科の一種 Megaselia sp. (Diptera, Phoridae) (ナミ)、アナバチクロヒラタコバチ Melittobia japonica (Hymenoptera, Eulophidae) (ジガバチモドキ属諸種)、ハラナガハネマダラアシブトコバチ Hockeria yoshiokai (Hymenoptera, Chalcididae) (ジガバチモドキ属諸種)、ミツバセイボウ Chrysis cyanea (Hymenoptera, Chrysididae) (オオ)が記録されている(南部, 1966, 1967; 岩田, 1975, 1978a)。

付録 2 9種のカリバチに対する各死亡要因の作用様式

9種のカリバチに作用していた合計18の死亡要因について、その作用様式を本研究における観察結果および岩田（1975, 1978a, b, 1979, 1980, 1983）にもとづいて以下にまとめた。

A. 孵化失敗

なんらかの理由によって卵が孵化しなかった場合で、本調査ではヤマトハムシドロバチのみに少数認められた。

B. ノミバエの一種 Megaselia sp.による捕食

体長約2mmほどの雌成虫は、寄主の巣の育児室がまだ閉じられないうちに潜入し、寄主の卵および餌とともに育児室内に封じこめられる。雌成虫はまず寄主の卵から吸汁し、腹を肥大させてから育児室内に数百卵を産下する。孵化した幼虫は育児室内の餌体内に穿孔し、その内部を食べる。この後、ハエ幼虫は多くの場合はより入口に近い育児室へと移動をおこなった後、もっとも外側の育児室内で囲蛹を形成する。このため産卵をうけた育児室よりも外側の育児室内に存在するすべての寄主の卵、幼虫なども捕食をうけることが多い。9種のカリバチのうち7種で本死亡要因が認められ、うち4種では主要な死亡要因となっていた（表3-6）。

C. トビイロシリアゲアリ Crematogaster laboriosa による捕食

体長1～2mmほどの本種ワーカーが、多くの場合完成したばかりの巣の入口に穿孔し、多数が内部へ侵入、捕食をおこなった。本死亡要因は9種中7種に認められたが、隔壁が比較的脆弱なカバフ以外の種では重要な死亡要因とはなっていなかった（表3-6）。本死亡要因は必ずしも卵期に特異的に作用するとは限らないが、巣の完成直後に攻撃することが多かったため、卵期の死亡要因として分類した。

D. 卵の枯渇

育児室内に十分な餌が貯蔵されていたにもかかわらず、卵が育児室内に認められなかった場合をここに分類した。しかし、成熟卵の卵圧によって雌成虫の営巣行動が誘導されるという仮説（Evans & West-Eberhard, 1970を参照）が正しいとすれば、このケースは産卵がおこなわれなかったのではなく、卵から孵化した1令幼虫が餌に食いつけずに死亡したという可能性もある。9種の中でオオツヤクロジガバチとジガバチモドキのみにこの死亡要因が認められた。

E. ドロバチヤドリニクバエ *Amobia distorta*による捕食寄生、および労働寄生

体長3～7mmの雌成虫は、カリバチが帰巣する際にそのあとを2～3cmの間隔を保ちつつ追跡飛行してくる。遠方の空中においてもハチを追跡するハエが認められたことから、この追跡は巣から遠く離れた、餌探索場所から始まっている場合があることが示唆される。いったん小生息場所に到着したハエは、最初の寄主への寄生行動を終えた後しばらく営巣場所周辺にとどまり、次の追跡の機会をうかがうのが一般的であった。帰巣したハチが巣内に姿を消すとハエは巣の入口周辺で待機し、ハチが次の外役に出かけるやいなや巣内に侵入する。数秒から十数秒の間に巣内に数卵を産下したハエは、また待機場所に戻って次の機会を待つ。卵が産下されるとすぐにそこから1令幼虫が孵化し、育児室内のハチの餌の間に隠れるため、カリバチはそれに気づかないまま貯食を完了し、育児室を封じる。

その後、ハエ幼虫は育児室内の鱗翅目幼虫およびハチの幼虫を区別することなくランダムに捕食するようで、ハチ幼虫は食い殺される場合が多かった。しかし、生き残って蛹化する場合も若干認められた（オオカバフ：20.0%(14/70)、オオフタオビ：2.5%(3/121)、カバフ：0%(0/1)、チビドロバチ：0%(0/15)、フタスジスズバチ：38.5%(5/13)、オオツヤクロジガバチ：0%(0/1)、ジガバチモドキ属数種：0%(0/279)）。オオカバフとフタスジスズバチでハチ幼虫が生き残る確率が比較的高かったのは、オオカバフの場合は亜社会性のためハチ幼虫がかなり成長してからハエが侵入することがあり、このような場合にはハエ

の若令幼虫がハチ幼虫に食いつく前にハチが外皮のかたい前蛹態になってしまったのであろう。フタスジスズバチについても、岩田 (1975) が完成直後の巣内で若令幼虫が摂食をおこなっているのを観察しており、この種でもなんらかの環境条件の悪化により給餌が遅延し、雌バチと幼虫が対面するものと思われる。このため、オオカバフと同様なメカニズムによってハチ幼虫の生存が許されたのであろう。ただし、このように生き残ったハチ幼虫もハエ幼虫との餌をめぐる競争のために小型化するのが普通で、オオカバフの前蛹期の生体重で比較すると、ハエの労働寄生を受けなかったものは 315.0 ± 61.9 mg ($m \pm SD$, $N=63$) であったのに対し、寄生を受けたものは 226.2 ± 73.2 mg ($N=13$) であった。このような小型化した雌成虫は、本調査地においてまれにしか営巣が認められなかったことから、非常に不利な形質とみられるので、本研究の解析においてはこれらの労働寄生も一応ハチの死亡要因に含めた。

ハエ幼虫は、ノミバエと同様、一番外側の育児室に隔壁を破って移動した上で囲蛹を形成するため、寄生を受けた育児室よりも外側に位置するすべての育児室内の発育段階のハチは捕食を受けることが多かった。本死亡要因は9種のうちルリジガバチとヤマトハムシドロバチを除く7種で認められ、うち5種では主要な死亡要因となっていた (表3-6)。なお、Yamane & Maeta (unpubl., in Yamane, 1990) によればフタスジスズバチに対しては同属の *Amobia signata* が寄生するとされており、本研究におけるフタスジスズバチの寄生者はこの種である可能性も残されている。しかし、その具体的な寄生様式は不明であり、ここでは一括して扱った。

F. ハムシドロバチヤドリバエ *Symmorphomyia katayamai*による捕食寄生

本種による寄生は、ヤマトハムシドロバチでのみ見られた。本種はハチが狩猟から帰巣するのを尾行し、ハチが再度巣を離れた直後巣内に侵入して産卵する点において前種と同様の寄生法をもっている。しかし、産卵がもっとも外側の空室に必ず1卵ずつおこなわれる点、およ

び卵が産下されてすぐには幼虫が孵化しない点において前種と異なっている。ハエ幼虫は育児室内のフジハムシおよびハチの幼虫を捕食する。ハチ幼虫が生き残る場合は観察されなかった。幼虫は前種同様、育児室間を移動し、いくつかの育児室に被害をおよぼすのが普通であった。

G. ナミハセイボウ Chrysis japonicaによる捕食寄生

本種も前種と同様ヤマトハムシドロバチのみを攻撃する。雌成虫は、巣の周辺に待機し、ハチが外出すると巣内に侵入し、もっとも外側の育児室に充分餌が貯食されているとその間に1卵を隠すように産下する。孵化した幼虫は貯食されている餌、および寄主幼虫を食べて蛹化する。

H. リンネセイボウ Chrysis ignitaによる捕食寄生

オオフタオビに1回のみ寄生がみられた。前種と同様の寄生様式をもっているものと思われる。

I. キアシオナガトガリヒメバチ Acroricnus ambulatorによる捕食寄生

本種はおもにトックリバチ属 (Eumenes) に広く寄生するハチである (岩田, 1975)。本研究においてはオオカバフおよびオオフタオビに対して若干の寄生が認められた。雌成虫は完成した巣の入口の外側から長い産卵管を貫通させて巣内の成熟幼虫の外皮に産卵する。

J. ヒメバチ科の一種 Campoplex sp.による偶然の捕食

本属は元来鱗翅目幼虫に捕食寄生するヒメバチ類である (桃井、私信)。オオフタオビで数例みられた本要因による死亡はおそらく餌である鱗翅目幼虫から脱出した本種幼虫がドロバチ幼虫を捕食したか、もしくは傷つけたためにおこったものと考えられる。

K. 餌不足による死亡

ヤマトハムシドロバチにおいて、育児室内の餌が食い尽くされた後、

幼虫が隣の空室へ壁を破って移動した上で死亡していた場合をここに分類した。

L. 不明死亡

幼虫期、前蛹期、蛹期において体が白色、茶色、黒色などに変色して死亡していたものをここにいれた。おそらくなんらかの病原体による死亡であろう。

M. ツリアブ科の一種 Anthrax sp.による捕食寄生

本種は、単独性のカリバチ、ハナバチ類に広く寄生するツリアブとしてすでによく知られているコウヤツリアブ(岩田, 1975)とおそらく同じものであるが、久松(私信)によればこの種については現在分類が混乱しているため、ここではAnthrax sp.とする。本種の雌成虫は寄主の営巣場所に飛来し、巣の入口周辺に卵を産み散らす。1令幼虫は歩いて巢内に侵入し、ハチが前蛹になるまで待機した後前蛹の体表から吸血し、成熟する。オオカバフのみで本種による若干の寄生が認められた。

N. ムモンオオハナノミ Macrociagon nasutumによる捕食寄生

岩田(1975)によれば本種はドロバチ科の7種に寄生することが知られている。花上などに待機している1令幼虫は、訪花した寄主の体に付着し、寄主の巢内へ運搬される。寄主幼虫が成熟するのを待って本種1令幼虫はその体内へ穿孔し、2令幼虫期以降は体外から吸血し、育児室内で蛹となる。

9種のうちオオカバフではかなり高い寄生率が認められ、オオフタオビでも若干の寄生があった。

O. カツオブシムシ科の一種による捕食

本種は元来、乾燥した動物質を食するものであり、ハチやその餌の死骸を食べるためになんらかの方法で巢内に侵入するものと思われる。その際育児室内にまだ生きているハチ(多くは越冬中の前蛹)がいる

場合は、おそらくそれに傷をつけたり捕食することにより死亡させるのであろう。9種中4種でこの死亡が若干数認められた。

P. ヒメコバチ科の一種 Melittobia sp.による捕食寄生

9種中6種でこの死亡要因が認められた。特にルリジガバチでは主要な死亡要因となっていた。本属の寄生はアナバチクロヒラタコバチ M. japonicaがジガバチモドキ属に、M. acastaがオオフタオビとフタスジスズバチにそれぞれ寄生することが記録されているが、岩田（1975）に従えばこれらは同じ種である可能性が高い。ここでは一括して扱う。本種の雌成虫は完成した巣の外側から壁に穿孔し、巢内に侵入した後、育児室内の寄主前蛹の体表に数百卵を産む。

Q. 羽化失敗

オオカバチとオオフタオビでは、蛹期の死亡要因についても調査をおこなったが（表3-3および表3-4）、本死亡要因による死亡率は、それぞれ16.5%および9.8%とかなり高かった。蛹の内部では成虫の形態ができあがっているのに全く脱皮できず死亡したり、また羽化の際に体表面の薄膜が最後まではがれずに翅がのびず、飛翔が不可能になったりしたものである。これらはなんらかの病気による疾患である可能性も否定できないが、多くは飼育条件下（サンプル管内）での乾燥状態が羽化に不適當であったことが大きな理由と考えられる。

R. スズバチネジレバネ Pseudoxenos iwataiによる寄生

本種はドロバチ、トックリバチ、およびアナバチ類に広く寄生することが知られている（岩田，1978a）。本種はムモンオオハナノミと同様に花上で寄主に便乗した1令幼虫が巢内の寄主卵内に侵入することにより寄生する。寄主体内で成長した後、羽化後しばらく経った寄主成虫の腹部背面の環節の間から蛹が頭部をのぞかせるのでその寄生が判明する。本研究では羽化したハチ成虫は基本的にすぐに調査地で放逐したので、本種の寄生の有無を調べることはできたのは少数例にとどまった。これらはハチ成虫羽化後5日間以上、そのままサンプル管内で成

虫を放置しておいた場合のもので、オオカバフでは0% (0/9)、オオフトオビでは7.0% (5/71) の寄生が認められた。

以上、18の死亡要因について述べたが、このうちドロバチヤドリニクバエおよびヒメコバチ科の一種については、従来複数の研究者の間で、若干の分類上の混乱が生じていると思われる。ドロバチヤドリニクバエについては、Yamane (1990) がフタスジスズバチの寄生者として Amobia distorta ではなく A. signata をあげているし、また南部 (1967) はナミジガバチモドキの主要な寄生者として Amobia distorta ではなくヤドリバエ科 (Tachinidae) の Pachyophthalmus signatus をあげている。しかし、Kurahashi (1973) および岩田 (1975, 1978a) によれば A. distorta はドロバチ科、およびアナバチ科の竹筒に営巣する種に広く寄生するとされている (ナミジガバチモドキを含む。しかし、フタスジスズバチについては記録されていない)。

一方、ヒメコバチ科の一種については Yamane (1990) がオオフトオビとフタスジスズバチの寄生者として Melittobia acasta をあげている一方で、岩田 (1975) はジガバチモドキの寄生者として M. japonica をあげ、この種が他のアナバチ科、およびドロバチ科の巣を広く攻撃することも示唆している。この二つの例においては寄主間の寄生者名の相違に同定上の誤りが介在している可能性が高い。

また、ツリアブ科の一種 Anthrax sp. はこれまで岩田 (1975) などによりコウヤツリアブとされてきたが、久松 (私信) によればオオカバフとオオフトオビの寄生者のツリアブの中に複数種が含まれている可能性があり、再検討を要する。これと同様のことはノミバエ科の一種についても有り得ると思われる。

付録 3 つづぎ

[illegible]

ハチの 郵便番号	8月												9月												
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1113	不明												不明												
1121	不明												不明												
1125	不明												不明												
1132	不明												不明												
1133	不明												不明												

付録 3 つづき

[illegible]

付録 3 つづき

[illegible][illegible]

付録 3 つづき

[illegible]

ハチの 飼込番号	餌の 持込番号	8月	9月
1223	g13 t8 ph12 t1 ph4 ph4 不明	5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30
1233	ph6 ph27 t8 ph12 ph4 不明	3	1
1234	t8 ph12 t1 ph4 ph4 不明	2	1

付録 3 つづき

[illegible][illegible]

付録 3 つづき

ハチの 個体番号	種 番号	8月												9月													
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
第二世代 合計	ps7																										
	us																										
	ps6																										
	ts9																										
	ps4																										
	ps6																										
	ps																										
	tl																										
	ps4																										
	ps7																										
	ts																										
	ps12																										
	ps14																										
	ps4																										
合計		2	1	2	4	1	3	2	1	1	3	2	1	1	2	3	1	1	2	3	1	1	1	1	1	1	

付録 3 つづき

ハチの 学生番号	組の 学生番号	8月																												9月
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30			
2252	pa5																													
	ts																													
	pa4																													
	pa8																													
	pa4																													
	pa27																													
	ts																													
	pa12																													
	pa4																													
	25月																													
2253	u5																													
	pa5																													
	ts																													
	pa4																													
	pa13																													
	pa27																													
	pa12																													
	pa14																													
	pa4																													
	25月																													
2254	tl																													
	pa4																													
	pa12																													
	25月																													

付録 3 つづき

ハチの 周生番号	組の 番号	8月												9月													
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
2255	005																										
	004																										
	003																										
	002																										
	不明																										
2311	005																										
	004																										
	003																										
	002																										
	不明																										
2325	007																										
	006																										
	005																										
	004																										
	不明																										

付録 3 つぎ

[illegible]